Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einheimischer Polypodiaceen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Universität Marburg

vorgelegt von

Hubert Waldmann

aus Wustrow in Hannover

Marburg 1928

von Münchow'sche Universitäts-Druckerei Otto Kindt in Gießen

Als Dissertation angenommen: 20. VII. 26.
Referent: Prof. Dr. P. Clausfen
Tag der mündlichen Prüfung: 28. Juli 1926.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhaltsverzeichnis.

Allgemeines über Sporen und Sporenkeimung. S. 1—14
Entwicklungsgang der Prothallien von:
Aspidium spinulosum Swartz . . . . . S. 15—30
Aspidium thelypteris Swartz . . . . . S. 30—37
Aspidium lonchitis Swartz . . . . . S. 37—42
Aspidium angulare var. crist. . . . . S. 42—44
Aspidium remotum Al. Br. . . . . S. 45—50
Athyrium alpestre Rylands . . . . . S. 50—53
Asplenum trichomanes L. . . . . S. 53—56

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556031_0060

Die Sporen und ihre ersten Keimungsstadien.

Im Verlauf der Untersuchungen erregte die Mannigfaltigkeit in der Größe und Ausgestaltung der Farnsporen besonderes Interesse. Ich machte es mir daher nebenbei zur Aufgabe, die verschiedenen Sporen einer näheren Betrachtung zu unterziehen. Gleichzeitig lag mir auch daran, über die Keimung der Sporen selbst klar zu werden. Zu diesem Zweck wurden die in nachfolgender Tabelle I aufgeführten Farnsporen auf Agar-Agar ausgesät. Die Agarschicht wurde dünner gewählt (etwa 5 mm dick), um die Durchsichtigkeit noch zu vergrößern. Das Verfahren gestattete, einmal die Sporen für sich selbst zu betrachten und dann einige Zeit später je nach Keimdauer der einzelnen Arten dieselben Sporen in Bezug auf Keimung zu studieren. Die Sporen wurden zunächst einige Zeit der Feuchtigkeit des Nährbodens ausgesetzt; dadurch wurde eine Quellung und gleichzeitige Aufhellung erreicht[1]). Alsdann wurde ein Tropfen Wasser auf die Sporen gebracht, vorsichtig ein Deckglas aufgelegt und bei starker Vergrößerung mit dem Zeichenapparat ein Bild aufgenommen[2]). Die Sporen waren ziemlich dick gesät, sodaß gleichzeitig viele Sporen in den verschiedensten Ansichten unter dem Deckglas vorhanden waren. Die Strukturen ließen sich bis ins einzelne verfolgen und waren infolgedessen zeichnerisch leicht wiederzugeben.

Die Polypodiaceen bilden teils kugeltetraedrische, teils bilaterale Sporen aus[3]). Letztere herrschen bei weitem vor. Von den 19 in der Tabelle angeführten Sporen sind nur 2 tetraedrisch gebaut: Pteridium aquilinum und Notholaena Marantae.

[1]) Damit ist ein kleiner Nachteil verbunden. Die Sporen sind nicht mehr in ihrer ursprünglichen Form vorhanden; jedoch fällt die Veränderung kaum ins Gewicht. Zur Größenbestimmung wurden frisch geerntete Sporen verwandt.

[2]) Der Maßstab der Vergrößerung ist auf Tafel I angegeben.

[3]) Vergl. Goebel, K. 1918: Organographie der Pflanzen. Spezielle Organographie. 2. Heft: Pteridophyten S. 1162.

Tabelle I.

Farnspecies	Form	Größe lang	Größe breit	Farbe bei Vergr. 1 : 1700	Tafel I Fig. No.
Aspidium aculeatum . .	bil.	53	41	dunkelbraun	9—13
Aspidium dryopteris . .	bil.	41	26	hellbraun	77—82
Aspidium lonchitis . .	bil.	44	33	braun	73—76
Aspidium thelypteris . .	bil.	54	36	gelbbraun	19—23
Aspidium euspinulosum	bil.	51	33	braun	68—72
Cystopteris fragilis . . .	bil.	47	31	braun	31—34
Scolopendrium vulgare .	bil.	39	27	braun	14—18
Aspidium angulare v. cr.	bil.	40	29	braun	40—44
*Aspidium filix mas . .	bil.	54	37	braun	24—26
*Aspidium montanum .	bil.	50	35	gelbbraun	83—86
Aspidium spinulosum .	bil.	48	33	braun	1— 8
Aspidium remotum . .	bil.	50	42	braun	45—48
*Aspidium polypodioides	bil.	72	42	hellbraun	54—57
Athyrium alpestre . . .	bil.	42	31	gelbbraun	58—61
Asplenum trichomanes .	bil.	49	35	braun	49—53
Asplenum adiantum nigrum	bil.	45	37	braun	27—30
Notholaena Marantae .	tetr.	Durchm. 55		gelbbraun	62—67
*Athyrium filix femina .	bil.	41	26	gelb	35—39
*Pteris aquilina	tetr.	Durchm. 28—30		gelb	91—97
*Osmunda regalis . . .	tetr.	Durchm. 61—68		grün	87—90

dunkelbraune Außenhaut mit unregelmäßigen Zacken und zackigen Leistchen besetzt.
Außenhaut teilweise mit stumpfen, verschieden großen Höckern, teilweise mit unregelmäßigen, lappigen, hier und da zackigen Erhebungen versehen.
braune Außenhaut mit spitzen, teilweise mit mehrzinkigen Höckern versehen.
gelbbraune Außenhaut mit abgerundeten bis spitzen Höckern versehen.
braune Außenhaut mit dunkelbraunen, unregelmäßigen Zacken und Höckern besetzt, hier und da sind die Höcker auf einer gemeinsamen Leiste herausgehoben.
braune Außenhaut mit dunkelbraunen, mehr oder weniger abgerundeten Stacheln bezw. Höckern geziert.
braune Außenhaut mit dunkelbraunen, verschieden großen Höckern und kleinen mehr oder weniger stumpfen Warzen besetzt, häufig sind mehrere Zacken auf einer gemeinsamen Erhebung herausgehoben.
äußere Sporenhaut mit mehr oder weniger zackigen Leisten besetzt.
äußere Haut mit dunkelbraunen Falten und Leisten besetzt, die teilweise in sich zusammenlaufen und ganz unregelmäßige Gestalt haben; meist in sich glatt, hier und da punktartiger Warzenüberzug.
gelbbraune Außenhaut mit unregelmäßigen, lappigen Leisten besetzt.
braune Außenhaut mit mehr oder weniger zackigen Falten und feinen Höckern versehen.
braune Außenhaut mit zackigen, groben unregelmäßigen Falten bezw. Leisten und kleinen unregelmäßigen Erhebungen besetzt.
hellbraune Außenhaut mit unregelmäßigen Leisten besetzt, die sich teilweise spalten und als schmalere weiterlaufen; hier und da sind noch keine Warzen nachweisbar.
gelbbraune Außenhaut mit dunkelbraunen, unregelmäßigen, aber glatten Leisten geziert.
Außenhaut mit dunkelbraunen, welligen Leisten versehen, die glatt, meist aber zackig sind.
braune Außenhaut mit mehr oder wenigen zackigen Leisten geziert, die hier und da ein unregelmäßiges Vieleck begrenzen, Leisten selbst sind mit kleinen Warzen besetzt.
gelbbraune Außenhaut mit dunkelbraunen, netzig verbundenen Lappen oder Leisten besetzt.
gelbe Außenhaut mit ganz winzigen, unregelmäßigen Erhebungen versehen.
gelbe Außenhaut mit sehr feinen, unregelmäßigern Höckern bezw. höckrigen Leistchen besetzt (gekörnelt).
wasserhelle und durchscheinende Membran mit schwachen, wellig hervortretenden Erhebungen.
*Sporen mit durchsichtiger äußerer Haut, Inhalt: Öl; schon in ungekeimtem Zustande sichtbar.

Die Größen[1]) der Sporen sind sehr schwankend. Die größten Sporen liefert Aspidium polypodioides, ihre Durchschnittslänge beträgt 71 µ, ihre Durchschnittsbreite 42 µ. Die Sporen von Aspidium dryopteris und Scolopendrium vulgare sind die kleinsten der untersuchten Formen. Alle Sporen sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet, sodaß die Größenunterschiede auch auf Tafel I zum Ausdruck kommen.

Die Ausgestaltung ihrer äußeren Haut ist von erstaunlicher Mannigfaltigkeit. Jede Spore hat ihr eigenes Gepräge. In der angeführten Tabelle habe ich versucht, sie im einzelnen kurz zu beschreiben; sprechender jedoch ist die Tafel I, die sie in den verschiedensten Ansichten und im Verhalten bei der Keimung wiedergibt. Hat zwar jede Sporenart ihre Eigenform, so lassen sich doch meiner Ansicht nach vielleicht die bisher untersuchten Sporen in 3 Gruppen einteilen:

1.) in solche, die mit mehr oder weniger spitzen Stacheln bzw. Höckern besetzt sind: Aspidium aculeatum, Aspidium dryopteris, Aspidium lonchitis, Aspidium thelypteris, Aspidium euspinulosum, Cystopteris fragilis und Scolopendrium vulgare.

2.) in solche, bei denen Leisten und Falten in erster Linie das Charakteristische sind: Aspidium angulare v. cr., Aspidium filix mas, Aspidium spinulosum, Aspidium remotum, Aspidium polypodioides, Athyrium alpestre, Asplenum trichomanes, Asplenum adiantum nigrum und Notholaena marantae.

3.) in solche, deren äußere Haut keine wesentlichen Erhebungen aufweist: Athyrium filix femina, Pteridium aquilinum und Osmunda regalis.

Es liegt der Gedanke nahe, daß die einzelnen Gruppen von Typen in bestimmter Beziehung zur Art der Keimung stehen. Ich erwähne hier die Arbeit von Bruchmann, der sich eingehend mit der Biologie der Lycopodiumsporen befaßt hat. In der betreffenden Arbeit sind drei Typen aufgestellt:

1.) Netzsporen mit stark entwickeltem Leistenrelief.

2.) Sporen mit fast verschwundenem, undeutlichem Netzrelief.

3.) Tüpfelsporen.

[1]) Es wurden etwa 40 Längen- und ebensoviele Breitenmessungen vorgenommen.

Alle drei Typen stehen in ganz bestimmter Beziehung zur Keimung. Danach ist wohl anzunehmen, daß auch der mannigfaltigen Ausgestaltung der oben angeführten Sporen biologische Bedeutung zukommt. Mir fehlte die Zeit, diese interessante Frage weiter zu verfolgen. Um sie mit Erfolg in Angriff nehmen zu können, wäre es zunächst wünschenswert, die Sporen möglichst vieler Farne nach Form und Ausgestaltung zu kennen. Vielleicht würden sich noch mehr Typen ergeben.

Eine andere Frage wurde 1915 von Kümmerle in einer Arbeit über Sporen angeschnitten. Ist der Sporenform bei den Filices systematische Bedeutung beizumessen? In Just's Jahresbericht befindet sich in Band 43, Abt. 1, S. 383 ein Auszug aus dieser Arbeit, auf den ich verweise. Auch diese Frage kann nur mit Hilfe eines großen Sporenmaterials beantwortet werden.

Keimung.

Die Keimung der Farnsporen wird eingeleitet durch einen mehr oder weniger starken Quellungsvorgang. Nach mehr oder minder langer Zeit (Keimungszeit) platzt bei den einzelnen Arten die äußere Sporenhaut. Diesen Zeitpunkt bezeichne ich mit Döpp als den Anfang der Keimung. Die Sporen ein und derselben Art keimen nicht alle zur gleichen Zeit; es dauert oft recht lange, bis alle Sporen den Prozeß der Keimung vollzogen haben. Somit besteht die Möglichkeit, noch in älteren Kulturen sämtliche Entwicklungsstadien des betreffenden Prothalliums zu finden. Die Keimzeit der Sporen bei den verschiedenen Farnen ist sehr schwankend. Döpp hat schon eine vergleichende Übersicht in einer seiner Tabellen gegeben. Gleichzeitig schnitt er die Frage an, wie lange die Sporen ihre Keimfähigkeit behalten. Ich habe 1925, also ein Jahr später als er, von dem von ihm benutzten Material noch einmal Sporen ausgesät. Die Kulturen waren in gleicher Weise wie bei ihm hergestellt und gleichen Bedingungen ausgesetzt. Keimzeit und Keimfähigkeit wurden tabellarisch festgelegt (Tabelle II). Seine Ergebnisse sind in besonderer Rubrik der Tabelle beigegeben. Meine Untersuchungen haben folgendes gezeitigt. Aspidium montanum, Aspidium lonchitis und Asplenum septentrionale hatten ihre Keimfähigkeit eingebüßt, denn nach 5 Monaten und länger war

Tabelle II.

(Keimungstabelle)

Nährlösung nach A. Meyer.
Standort der Kulturen: Arbeitszimmer, am Fenster.
Mittlere Temperatur 18° Celsius.

Farnspecies	Zeit des Einsammelns	Aussaat	Keimung	Keimzeit in Tagen	Döpps Ergebnisse
Athyrium filix femina . .	2. 8. 24	14. 8. 25	21. 8. 25	7	6
Athyrium alpestre . . .	16. 7. 24	22. 5. 25	31. 6. 25	9	6
Cystopteris fragilis . . .	15. 7. 24	8. 8. 25	15. 8. 25	7	7
Aspidium dryopteris . .	14. 7. 24	8. 8. 25	14. 8. 25	6	6
Aspidium thelypteris . .	25. 9. 24	3. 6. 25	8. 6. 25	5	5
Aspidium montanum . .	2. 8. 24	4. 6. 25	—	—	14
Aspidium filix mas . . .	16. 7. 24	8. 8. 25	16. 8. 25	8	7
Aspidium spinulosum . .	13. 7. 24	4. 6. 25	13. 6. 25	9	6
Aspidium lonchitis . . .	28. 7. 24	20. 5. 25	—	—	6
Aspidium aculeatum . .	13. 7. 24	8. 8. 25	16. 8. 25	8	6
Blechnum spicant . . .	25. 7. 24	8. 8. 25	20. 8. 25	12	7
Scolopendrium vulgare .	25. 7. 24	3. 6. 25	13. 6. 25	10	7
Asplenum ceterach . . .	5. 8. 24	10. 8. 25	16. 8. 25	6	14
Asplenum trichomanes .	19. 7. 24	20. 5. 25	30. 5. 25	10	6
Asplenum fontanum . .	5. 8. 24	10. 8. 25	19. 8. 25	9	14
Asplenum septentrionale .	20. 9. 24	20. 5. 25	—	—	16
Asplenum adiant. nigrum	16. 9. 24	9. 8. 25	16. 8. 25	7	9
Pteridium aquilinum . .	25. 7. 24	13. 8. 25	18. 8. 25	5	7
Polypodium vulgare . .	24. 8. 24	12. 8. 25	16. 8. 25	4	6
Notholaena marantae . .	16. 9. 24	14. 7. 25	23. 7. 25	9	14
Allosorus crispus . . .	Frühj. 24	13. 8. 25	21. 8. 25	8	12

noch nicht das geringste Anzeichen einer Keimung zu bemerken. Frisch geerntete Sporen keimten bei Aspidium montanum nach 14, bei Aspidium lonchitis nach 6 und bei Asplenum septentrionale nach 16 Tagen. Es muß hier betont werden, daß die frisch ausgesäten Sporen auf dem von mir angewandten Nährboden ausgezeichnet keimten, und die Prothallien gut gediehen. Wäre diese Prüfung unterblieben, so hätte man vermuten können, daß die Sporen nur deshalb nicht gekeimt seien, weil von vornherein der Nährboden nicht der geeignete war. Die Nährbodenfrage darf also nicht dabei außer acht gelassen werden. Döpps Versuche mit den Nährlösungen von A. Meyer, von der Crone und Knop zeigten, daß die einzelnen Arten das eine Substrat mehr liebten als das andere. — An diese drei Fälle würde sich vielleicht Onoclea struthiopteris anreihen. (Im Frühjahr 1924 von *Döpp* eingesammeltes Material war frisch ausgesät nach 5 Tagen gekeimt, Ende Januar 1925 ausgesät, war es nach 3 Wochen noch nicht gekeimt). Es ist also wohl anzunehmen, daß die betreffenden Sporen im Verlaufe eines Jahres ihre Keimfähigkeit verlieren. Die übrigen Ergebnisse zeigen, daß nach einjähriger Ruheperiode in Bezug auf Keimzeit keine wesentlichen Unterschiede festzustellen sind. Im allgemeinen hat sich die Keimzeit bei dem größten Teil der ausgesäten Sporen um einige Tage verlängert. Dagegen haben die Asplenumarten ihre Keimzeit herabgesetzt (ausgenommen Asplenum trichomanes, dessen Sporen nach Döpp früher keimten, und Asplenum septentrionale, dessen Sporen überhaupt nicht mehr keimten). Früher gekeimt sind außerdem Pteridium aquilinum, Polypodium vulgare, Notholaena Marantae und Allosorus crispus. Frisch geerntete Sporen haben also meist eine andere Keimzeit als ältere derselben Art.

Es wäre wünschenswert, wenn die Keimungsversuche von Jahr zu Jahr fortgesetzt würden. Einige Feststellungen in Bezug auf Keimfähigkeit sind schon von Laage gelegentlich einer Arbeit über „die Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen", gemacht worden. Laage säte sechsjährige Sporen von Aspidium filix mas, Aspidium angulare, Mohria caffrorum, Alsophila procera, Dicksonia Wendlandi und Lygodium pinnatifidum aus. Er schreibt darüber: „Es zeigte sich, daß hier trotz des hohen Alters die Keimfähigkeit, wenigstens bei Aussaat im Licht, bei einigen Arten noch nachweisbar war. Es gelang, an zwei Arten (Mohria caffrorum, Lygodium pinnatifidum) in 1 %

bis 0,1 % Knop bei Aussaat am Licht noch Keimfähigkeit nachzuweisen. Bei den 4 anderen Arten verliefen alle Versuche resultatlos". — Ein anderer Fall, der ebenfalls die Keimfähigkeit von Farnsporen betrifft, wird in derselben Arbeit erwähnt. Sadebeck konstatiert 1881 die Tatsache, daß Farnwedel, welche 10—20 Jahre im Herbarium aufbewahrt worden waren, noch keimfähige Sporen enthielten. —

Fahren wir mit der Schilderung des Keimungsvorganges fort. Die äußere Haut platzt also und zwar am Vereinigungspunkte der drei Leisten bei den kugeltetraedrischen oder in der Mitte der einzigen Leiste der bilateralen Sporen. Die zweite Haut kommt zum Vorschein. In Tafel I, Figur 2 und 11 ist sie noch zu erkennen. Schließlich reißt mit zunehmender Quellung des Sporeninhalts auch sie und in der klaffenden Öffnung wird die dritte aus Cellulose bestehende Membran, die die Sporenzelle umschließt, sichtbar. Ob diese schon in der ruhenden Spore oder erst bei der Keimung gebildet wird, ist schon Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Rauwenhoff hat diesen Punkt 1879 ausführlich behandelt. Auch von Döpp ist er wieder berührt worden. Die Reaktionsergebnisse waren bei mir dieselben, wie bei Döpp.

In der sich nunmehr etwas vorwölbenden Zelle tritt der Inhalt deutlich hervor. Das erste Chlorophyll hat sich gebildet, und zahlreiche Ölkugeln sind zu sehen. Die Ölkugeln verschwinden mit fortschreitender Entwicklung des jungen Prothalliums. Verschiedene Sporen gestatten schon in ungekeimtem Zustande einen Einblick in ihr Inneres. Sie besitzen eine mehr oder weniger durchsichtige äußere Haut. Es sind dies: Aspidium filix mas, Aspidium montanum, Aspidium polypodioides, Pteridium aquilinum und Osmunda regalis. Die drei Aspidium-Arten haben zwar Leisten, die aber bei der sonstigen Regelmäßigkeit und Glätte der Sporen die Durchsichtigkeit nicht wesentlich verschlechtern. Alle Sporen bis auf die von Osmunda-regalis sind dicht angefüllt mit Ölkugeln, welche oft in so großer Menge vorhanden sind, daß sie durch gegenseitigen Druck abgeplattet erscheinen und ein polygonales Aussehen erhalten. Auffallend ist der reiche Chlorophyll-Gehalt bei Osmunda regalis, der neben der zarten äußeren Haut eine baldige Keimung erwarten läßt.

Die Sporenzelle teilt sich nun in eine große und eine kleine Zelle (Tafel I Fig. 4, 12, 16, 28, 60, 71, 79, 88), meist

schon, wenn sie in dem klaffenden Riß der Sporenhäute gerade sichtbar geworden ist. Die kleine Zelle zeichnet sich durch geringen Chlorophyllgehalt aus und wird zum ersten Rhizoid. Jene liefert das junge Prothallium. Was den Zeitpunkt des Auftretens der ersten Haarwurzel anbetrifft, so gehen die Beobachtungen der früheren Autoren sehr auseinander. Nach Leszczyc-Suminski über Pteris serrulata „dringt als erstes durch die Öffnung der Oberhaut eine schlauchartige Wurzelfaser hervor". (Vergl. Leszczyc-Suminski: Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter 1848 S. 8). Bei Hofmeister fällt die Haarwurzelbildung mit der Entstehung der Scheitelzelle zusammen. (Vergl. Hofmeister: Vergl. Untersuchungen der Kryptogamen S. 78). Kny's Feststellungen bei Ceratopteris thalictroides und Jakowatz's Beobachtungen bei Asplenum septentrionale, Aspidium filix mas, Aspidium dilatatum, Scolopendrium vulgare, Athyrium filix femina und Polypodium vulgare schließen sich den Ergebnissen von Leszczyc-Suminski an, daß das erste, was aus dem klaffenden Riß hervortritt, 1 (bis 2) seitliches Wurzelhaar ist. (Kny: Entwicklungsgeschichte der Parkeriaceen, S. 9, Jakowatz: Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wiss. CX, VIII Heft, S. 479—504.) Die Resultate von Wigand besagen, daß „bei Woodsia hyperborea und Aspidium filix mas, wahrscheinlich aber bei den meisten Farnen das erste Wurzelhaar an der bereits aus der Spore herausgetretenen ersten Zelle entspringt". Schließlich hat Pedersen bei Aspidium filix mas gefunden, „daß der Zeitpunkt für das Hervortreten der ersten Haarwurzel sehr verschieden sein kann; die erste Haarwurzel, welche immer ein laterales Gebilde ist, kann noch vor der Teilung des gestreckten Endospors (dies wäre die Sporenzelle) als seitliche Ausstülpung entstehen, also sehr früh; sie kann aber auch sehr spät hervortreten, ja, sie entsteht sogar nicht einmal immer aus der Basalzelle, sondern sie kann von einer anderen Gliederzelle entspringen". (Mitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Botanik. Schenk und Luerssen, S. 135). Demgegenüber stehen meine Beobachtungen. Sie schließen sich denen von Leszczyc-Suminski, Kny und Jakowatz an, lauten also dahin, daß das Erscheinen des ersten Rhizoids bald nach dem Platzen der Spore erfolgt, meist schon, bevor von der Sporenzelle überhaupt etwas zu sehen ist. Tafel I gibt diese Feststellung deutlich wieder. In Kulturen von Aspidium spinulosum und Aspidium remotum habe ich verschiedentlich eine Ab-

weichung von eben Gesagtem beobachtet (Fig. 8 und 47, Tafel I). Zunächst erschien die Sporenzelle, diese teilte sich sogar häufig noch, und dann erst wurde das erste Rhizoid abgetrennt, worauf das Wachstum weiterging. Vielleicht verfügten diese Sporen über besonders reichen Reservestoffgehalt, sodaß die Bildung des Rhizoids erst später notwendig wurde. Jedenfalls aber zeigt es, daß man sich in seinen Angaben nicht unbedingt festlegen kann. Ich halte auch Fälle, wie sie von Wigand und Petersen angeführt werden, nicht für ausgeschlossen. Hofmeisters Beobachtung möchte ich allerdings bezweifeln.

Die Entstehungsstelle der ersten Haarwurzel hat eine wechselnde Lage. Für gewöhnlich kann man das erste Rhizoid als laterale Bildung wahrnehmen. Aber hier und da konstatierte ich auch, daß es endständig war. (Aspidium spinulosum, Tafel III, Fig. 30—33, Aspidium thelypteris: Tafel IV, Fig. 1 ff und Aspidium angulare v. cr.: Tafel V, Fig. 89). Auch Jakowatz liefert Belege dafür an Prothallien von Athyrium filix femina und Scolopendrium vulgare. Ich bin überzeugt, auch bei allen anderen Polypodiaceen wird man hin und wieder derartige Fälle nachweisen können. Der Normalfall ist aber wohl in der seitlichen Anordnung zu suchen. Die Anlage eines zweiten Rhizoids im jüngsten Keimungsstadium, also zu einer Zeit, wo die Sporenzelle sich noch nicht geteilt hat, habe ich sehr selten beobachtet. Ein Beispiel dafür liegt bei Aspidium polypodioides vor (Tafel I, Fig. 57). Verschiedentlich läßt sich auch eine Gabelung der Rhizoiden feststellen (Tafel I, Fig. 79).

Die weitere Entwicklung der jungen Prothallien wird im einzelnen bei den jetzt folgenden, eingehend von mir untersuchten Arten geschildert werden.

Entwicklungsgang des Prothalliums von Aspidium spinulosum Swartz.

Das Sporenmaterial entstammte zum Teil dem botanischen Garten, teils war es gelegentlich eines botanischen Lehrausflugs in die Rhön gesammelt worden.

Die Sporen von Aspidium spinulosum gehören ihrer Gestalt nach zum bohnenförmigen oder bilateralen Typ. Ihre Gestalt ist bedingt durch die Art der Tetradenteilung; sie werden durch drei Teilungswände in der Sporenmutterzelle gebildet. Die mit mehr oder weniger unregelmäßigen zackigen Leisten und feinen Warzen besetzte braune Außenhaut der Einzelsporen, deren Längendurchmesser im Mittel 48 μ und deren Breitendurchmesser im Mittel 33 μ mißt, platzt bei der Keimung mit einem Längsriß auf. (Tafel I, Fig. 1—8). Die Aufreißstelle ist in geschlossenem Zustande als durchgehende zackige Leiste erkennbar. Auf dieser Seite ist die Spore naturgemäß etwas dachförmig gestaltet, jedoch hat die Feuchtigkeit des Substrats bald eine gewisse Abrundung zur Folge. Nach dem Platzen der Außenhaut kommt die zweite Haut zum Vorschein (Tafel I, Fig. 2). Mit zunehmender Quellung des Sporeninhalts reißt auch diese, und in der klaffenden Öffnung wird die Sporenzelle sichtbar (Tafel I, Fig. 3). Sie ist angefüllt mit Fettkugeln; meist sind auch in diesem Stadium schon die ersten Chloroplasten zu sehen. Sehr bald nach der Keimung wird von der Sporenzelle, die sich inzwischen ein wenig aus den Sporenhäuten vorgewölbt hat, eine kleine Zelle abgeschnitten (Tafel I, Fig. 4), die sich durch einen geringen Gehalt an Chlorophyll auszeichnet und alsbald zu einem langen, schlauchförmigen, stets einzellig bleibenden Faden, dem ersten Rhizoid, auswächst (Tafel I, Fig. 7). Bald nach dem Erscheinen der ersten Haarwurzel, aber bevor noch dieselbe ihr Längenwachstum ganz beendet hat, wird die Sporenzelle deutlich sichtbar. Sie erweist sich als sehr chlorophyllreich, der Fettgehalt ist bereits ein wenig vermindert und verschwindet mit fortschreitender Entwicklung ganz. An der Sporenzelle ist das eben erwähnte Rhizoid hinsichtlich seiner Entstehungsstelle als eine laterale Ausstülpung wahrzunehmen

(Tafel I, Fig. 5, 6, und 8). Jedoch nicht immer ist dies der Fall. Es läßt sich verschiedentlich feststellen, daß das erste Rhizoid nicht seitlich ansitzt, sondern endständig ist (Tafel III, Fig. 30—33). Auch Jakowatz hat gleiche Beobachtungen gemacht; ich verweise auf den allgemeinen Teil über Sporenkeimung, möchte aber hier noch einmal betonen, daß man sich in seinen Angaben nicht auf einen Fall festlegen kann, wie es die früheren Autoren meist tun. So schreibt z. B. Pedersen: „Die erste Haarwurzel, welche *immer* ein laterales Gebilde ist", usw. — Der Zeitpunkt des Hervortretens kann ebenfalls verschieden sein. Diese Frage ist schon häufig umstritten worden, aber hier gilt dasselbe wie bezüglich der Entstehungsstelle des ersten Rhizoids, auch hier herrscht eine gewisse Mannigfaltigkeit.

Die Sporenzelle streckt sich nun in die Länge und teilt sich durch eine zur Wachstumsrichtung senkrechte Wand in zwei Zellen, von denen ich die eine mit Jakowatz und Döpp als Basalzelle, die andere, die das meiste Chlorophyll enthält, als erste Gliederzelle bezeichnen will (Tafel I, Fig. 6). Durch Teilung der letzteren entsteht eine neue, die zweite Gliederzelle, und in gleicher Weise kann sich die Teilung der letzten Gliederzelle, von Döpp auch Endzelle genannt, fortsetzen. Dadurch kommt ein fadenförmiger Zellkörper, das sogenannte Protonema, zustande, dessen Endzelle entweder papillenlos ist oder mit einer Papille abschließt. Die Länge dieses Protonema ist in erster Linie von der Beleuchtung abhängig. Bei guten Lichtverhältnissen geht es schon nach Ausbildung weniger Gliederzellen zur Flächenbildung über, wie wir es bei Aspidium spinulosum in den Figuren 34—38, 39—43, 44—47 auf Tafel III vorfinden, wo der Faden aus zwei bis vier Zellen besteht. Mäßige Beleuchtung hat eine Vielzelligkeit zur Folge. Ich möchte hier auf Figur 49 auf Tafel V verweisen, wo die Sporenzelle sich zu einem aus 18 Zellen bestehenden Faden entwickelt hat. Das junge Prothallium ist im Schatten anderer aufgewachsen und erst dann, als es normalen Lichtverhältnissen ausgesetzt war, zur Flächenbildung übergegangen. Die einzelnen Zellen dieses Protonema sind stark etioliert, bedeutend länger als breit und hier und da durch Querwände nachträglich geteilt worden, während bei guter Belichtung sich entwickelnde Keimfäden aus Zellen bestehen, die breiter als lang sind. Keinen Einfluß hat das Licht auf die Richtung des Keimfadens und die sich in ihm abspielenden Teilungen, auch dann noch nicht, wenn der

Übergang des Fadenstadiums ins flächenförmige sich gerade vollzogen hat. Es konnte dies mit größter Bestimmtheit an den Agar-Agar-Kulturen festgestellt werden, da für jedes Prothallium die Richtung des Lichtes stets die gleiche war. Die Keimfäden wie die jungen Zellflächen befanden sich in den verschiedensten Lagen zur Richtung des Lichtes. Erst später begannen die Prothallien sich durch Drehungen senkrecht zum Lichteinfall einzustellen. — Ferner kann von einer Bilateralität in keiner Weise die Rede sein. Die Rhizoiden, die den Gliederzellen entsprangen, kamen ohne Rücksicht auf Licht- und Schattenseite hervor. (Vergl. auch Prantl 1879: Über den Einfluß des Lichts auf die Bilateralität der Farnprothallien. Bot. Ztg. 37., S. 697 –703, S. 713—720).

Diese eben angeführten Beobachtungen am Protonema gelten für alle von mir untersuchten Prothallien.

Mit der Ausbildung dieses Protonema hat die erste Phase in der Entwicklung der Prothallien ihren Abschluß gefunden. Alle nun folgenden Teilungen gehören bereits der Bildung des Flächenstadiums an. Die Bildung der Fläche kann bei Aspidium spinulosum auf zweierlei Art und Weise eingeleitet werden. In dem einen Falle und zwar dort, wo das Protonema papillenlos bleibt, gibt die Endzelle des fadenförmigen Vorkeims der Fläche den Ursprung. Schließt dagegen das Protonema mit einer Papille ab, so ist es die vorletzte Gliederzelle (wenn ich die Papille als Endzelle betrachte), die den Ausgangspunkt für die Fläche bildet. In beiden Fällen der Flächenbildung waren teilweise kleine Modifikationen zu beobachten, die sich auch im Entwicklungsgang der anderen untersuchten Arten wiederfanden. Ich werde daher bei Aspidium spinulosum auf alle Entstehungsmöglichkeiten ausführlich eingehen, um später nur kurz darauf verweisen zu können.

1) Entstehung der Fläche aus der Endzelle.

Soll die Fläche angelegt werden, so wird die Endzelle in den meisten Fällen durch eine schräge Längswand a a in zwei Tochterzellen geteilt (Tafel II, Fig. 4, Tafel III, Fig. 35 und 39). Eine der so gebildeten Zellen und zwar diejenige, die durch den stumpfen Winkel x a a begrenzt wird, haben wir, wie die Weiterentwicklung zeigt, als Scheitelzelle aufzufassen. In jeder der beiden Hälften treten Wände b b und b_1 b_1 auf (Tafel II, Fig. 5, Tafel III, Fig. 40). Während b b annähernd senkrecht auf a a steht, verläuft

b_1 b_1 parallel zur letzten Querwand des Protonema x x. b_1 b_1 entsteht nicht immer gleichzeitig mit b b, häufig etwas später, wie auch Döpp schon feststellte. Senkrecht auf b b und parallel zu a a kommt darauf eine Wand c c zur Ausbildung (Tafel III, Fig. 41). Parallel zu b b würde eine Wand d d folgen und so fort (Tafel III, Fig. 43).

Diejenige Zelle, die durch die Wand a a aus der Endzelle herausgeschnitten wird und sich in der eben beschriebenen, gesetzmäßigen Weise teilt, bezeichnen wir als zweischneidige Scheitelzelle, ebenso jede Zelle, die aus dieser hervorgeht und den gleichen Teilungsmodus beibehält. Die von der Scheitelzelle abwechselnd nach rechts und links abgetrennten Zellen nennen wir Segmente. Häufig kann man beobachten, daß die Scheitelzelle nicht so gleichmäßig tätig ist, sondern daß ab und zu ein oder das andere Segment ausfällt, und dadurch die von der Scheitelzelle neu gebildete Wand die zuletzt entstandene nicht schneidet, sondern parallel zu ihr steht (Tafel II, Fig. 6). — Die Segmente sind in den Figuren ihrer Entstehung nach zum Teil mit römischen Ziffern bezeichnet, die Wände, durch die die Segmente begrenzt werden, sind einmal zeichnerisch durch starke Linien herausgehoben und, so lange es zum besseren Verständnis dienlich war, ferner mit kleinen lateinischen Buchstaben versehen.

In einem anderen ziemlich oft wiederkehrenden Falle wird die Endzelle durch eine Mediane a a in zwei gleich große Tochterzellen zerlegt. (Tafel III, Fig. 44). In jeder der beiden Hälften treten gleichzeitig Wände b b und b_1 b_1 auf, die beide parallel zu x x verlaufen (Tafel III, Fig. 45) Die eine der auf diese Weise gebildeten, das vordere Ende des jungen Prothalliums einnehmenden Zellen (in den Figuren liegt sie rechts) teilt sich durch eine zu a a parallele Wand c c (Tafel III, Fig. 47), und der gleiche Teilungsmodus wiederholt sich wie oben.

Eine kleine Modifikation finden wir in den Figuren 27—29 auf Tafel III. Die letzte Querwand verläuft nicht wie gewöhnlich parallel, sondern schief zur vorletzten Wand. Senkrecht auf ihr kommt die Wand a a zur Ausbildung und durch successiv aufeinander senkrecht stehende Wände würde Segment nach Segment abgeschnitten. Durch die Schiefstellung der letzten Wand erhält die Scheitelzelle von vornherein die terminale Lage, die ihr später ganz allgemein zukommt.

2) Bildung der Zellfläche aus einer der vorletzten Gliederzellen.

Eine ganz andere Art der Scheitelzellenentstehung bietet sich uns in den Figuren 1—11, Tafel III dar. Das fadenförmige Stadium schließt mit einer Haarpapille ab, und die vorletzte Gliederzelle bildet den Ausgangspunkt für die Zellfläche. Diese wird durch eine Longitudinale x x annähernd halbiert (Tafel III, Fig. 1). Eine der beiden Zellen entspricht in ihrem weiteren Verhalten der papillenlosen Endzelle, die die Scheitelzelle lieferte. Und zwar wird hier die linke analog dem schon bekannten Teilungsmodus durch eine Wand a a, die senkrecht auf x x steht, in zwei gleichwertige Zellen zerlegt (Tafel III, Fig. 2). In der der Spitze zugekehrten entsteht die Wand b b, eine ihr in der Nachbarzelle entsprechende Wand b_1 b_1 erscheint erst später (Tafel III. Fig. 4). Sie verläuft nicht wie gewöhnlich parallel zu x x, sondern schneidet eine keilförmige Zelle heraus, ein Fall, der bei dieser Art der Flächenbildung meist wahrgenommen werden kann (Tafel III, Fig. 4). Der Wand b b setzt sich wieder parallel zu a a und senkrecht auf b b eine Wand c c auf. Ihr würde wieder eine Wand d d folgen und so fort.

Kleine Abweichungen von diesem Entwicklungsgang sind in den Figuren 17—20, 12—16 und 21—26 auf Tafel III wiedergegeben.

Figur 17—20. Wir sollten annehmen, daß nach der Ausbildung der Wand a a eine der beiden entstandenen Zellen die Funktion der Scheitelzelle übernähme, wie wir es bisher kennen lernten. Dies geschieht aber nicht, sondern die der Spitze zugewandte Zelle erfährt zunächst noch einmal eine Teilung durch eine zu a a parallele Wand a_1 a_1 (Tafel III, Fig. 19). Und erst nunmehr kommt es in der vorderen Zelle durch Auftreten einer Wand b b zur Ausbildung der typischen keilförmigen Scheitelzelle. b b entspricht in der Nachbarzelle eine Wand b_1 b_1, die parallel zu x x verläuft.

In Figur 12 auf Tafel III ist die vorletzte Gliederzelle zweimal längs geteilt worden, und eine der beiden Außenzellen — in diesem Falle die linke — bildet den Entstehungspunkt für die Fläche (Tafel III, Fig. 13—16).

Nicht immer erfolgen zunächst Längsteilungen in der maßgeblichen Gliederzelle des Protonema. In Figur 22 auf Tafel III wird durch eine schräge Wand x x eine keil-

förmige Zelle herausgeschnitten. Die nun folgende Wand a a steht auf ihr nicht senkrecht, sondern verläuft parallel und schneidet die Außenfläche und die vordere Wand der zweitletzten Gliederzelle. Dann setzt wieder der normale Verlauf der Entwicklung ein. — Noch manche Modifikationen dieser Art könnten sicher bei weiteren Untersuchungen gefunden werden.

Mit der Scheitelzelle ist der Anfang zur Flächenbildung gegeben. Doch nicht die ganze Fläche verdankt ihren Ursprung der Scheitelzelle oder der Endzelle des Keimfadens. Auch die Gliederzellen nehmen daran Anteil. Die Beteiligung der einzelnen Fadenzellen ist verschieden. Es beteiligt sich an der Flächenbildung mindestens die letzte an die Endzelle angrenzende Gliederzelle (Tafel II, Fig. 3 ff., Tafel III, Fig. 39—43), bisweilen alle Protonemazellen, selbst die unterste, die Basalzelle (Tafel III, Fig. 34). In diesem Fall kann von einem eigentlichen Fadenstadium kaum noch die Rede sein. Ein ausgeprägtes Beispiel dafür liefert Aspidium thelypteris, wo die Gliederzellen durch zahlreiche Teilungen zerlegt sind, und selbst die Basalzelle sich in drei bis vier Zellen gliedert (Tafel V, Fig. 54—59, 62—66). Der Zeitpunkt des Auftretens der Teilungen in den einzelnen Zellen ist sehr verschieden. In Figur 39 auf Tafel III hat sich annähernd gleichzeitig mit der Endzelle die letzte Gliederzelle geteilt. In Figur 32 auf Tafel III hat bereits eine Zerlegung der vorletzten, in Figur 3 auf Tafel II der letzten Gliederzelle durch eine Längswand stattgefunden, während die Endzelle noch ungeteilt ist. Von einer Teilung der Basalzelle, wie sie in Figur 34 auf Tafel III vorliegt, habe ich in der mir zur Verfügung stehenden Literatur nie etwas gelesen. Sie kommt recht häufig vor. Mit Ausnahme von Aspidium angulare v. cr. und Athyrium alpestre waren bei allen anderen untersuchten Prothallien geteilte Basalzellen zu finden. — In den einzelnen Gliederzellen stehen die ersten Teilungswände meistens parallel zur Längsachse des Fadens. Die weiteren Teilungen, die sich namentlich in der letzten Gliederzelle abspielen, können zur erstgebildeten Längswand parallel verlaufen, oder auf ihr senkrecht stehende Wände bilden. In Figur 42 auf Tafel III ist der zuerst aufgetretenen Längswand y y nach rechts eine parallele Wand z z gefolgt, während die linke durch y y entstandene Zelle sich nicht mehr teilt. In der durch z z gebideten rechten Tochterzelle erfolgt nochmals eine Teilung, die zur Ausbildung einer Haarpapille führt (Tafel III,

Fig. 43). Dieser Fall ist ziemlich häufig zu beobachten. In Figur 7 auf Tafel II ist in einer der beiden durch die erste Längswand y y gebildeten Tochterzellen keine y y parallele Wand zur Ausbildung gelangt, sondern die Wand z z steht auf ihr senkrecht. Auf z z senkrecht und parallel zur Außenfläche setzt sich wieder eine Wand w w auf. Damit ist die Aufteilung der Gliederzelle abgeschlossen. Der Teilungsmodus wird sicher im einzelnen noch variieren können. Mehr als 4 Zellen habe ich kaum beobachtet. Nicht immer muß die erste auftretende Wand eine Längswand sein. In Figur 27 auf Tafel III wird in der letzten Gliederzelle durch eine schräge Wand y y eine keilförmige Zelle herausgeschnitten. Mit dieser Teilungsweise der letzten Gliederzelle haben wir fast immer zu rechnen, wenn die letzte Wand x x des Protonema schief zur vorletzten angelegt wird, und stets habe ich festgestellt, daß die betreffende keilförmige Zelle durch aufeinander folgende Teilungen zur Ausbildung einer Papille schreitet. Nachträgliche Teilungen der Gliederzellen durch Querwände haben in dem Protonema, dessen Endzelle papillenlos bleibt, nie stattgefunden, wohl aber in dem anderen Falle. In Figur I auf Tafel III besteht das Protonema aus 4 Zellen und der Haarpapille als Endzelle. Das folgende Entwicklungsstadium zeigt das Auftreten einer neuen Wand y y, die die letzte Gliederzelle quer geteilt hat. Dadurch sind zwei Zellen entstanden, von denen die spitzenwärts gelegene abermals in gleicher Weise zerfällt (Tafel III, Fig. 4).

Wenngleich die Gliederzellen einen gewissen Anteil an der Flächenbildung nehmen, so verdienen das meiste Interesse doch die Teilungen der Endzelle oder, wenn diese als Papille zur Ausbildung gelangt, die der vorletzten Gliederzelle. Die Entstehung der Scheitelzelle ist eingehend klargelegt worden. Sie ist entweder von Anfang an apikal, oder sie liegt zuerst seitlich, oder sie nimmt, wie die Figuren 3, 19, 24 auf Tafel III zeigen, sogar eine zur Symmetrie-Achse senkrechte Lage ein. In den beiden letzten Fällen wird sie durch intensives Wachstum der hinteren Segmente allmählich in die terminale Lage gerückt. Ihre Tätigkeit ergibt sich aus den Figuren 1—18 auf Tafel II und 53—54 auf Tafel III. Von der Spore bis zur Geschlechtsreife ist hier ein und dasselbe Prothallium in seiner Entwicklung klar gelegt. Die einzelnen Stadien sind in Zeitabständen von 1—3 Tagen aufgenommen worden. Tag und Stunde seien im folgenden genannt.

Aussaat der Sporen am 14. 7. 25
Keimung der Sporen am 20. 7. 25

Tafel	II,	Fig.	1	29. 7. 25	1	Uhr	mittags	15	Tage	alt
„	„	„	2	31. 7. 25	11	„	vormitt.	17	„	„
„	„	„	3	1. 8. 25	11	„	„	18	„	„
„	„	„	4	3. 8. 25	12^{15}	„	mittags	20	„	„
„	„	„	5	5. 8. 25	10^{45}	„	vormitt.	22	„	„
„	„	„	6	6. 8. 25	6^{05}	„	abends	23	„	„
„	„	„	7	8. 8. 25	10^{40}	„	morgens	25	„	„
„	„	„	8	11. 8. 25	9^{45}	„	„	28	„	„
„	„	„	9	12. 8. 25	10^{45}	„	„	29	„	„
„	„	„	10	13. 8. 25	12^{30}	„	mittags	30	„	„
„	„	„	11	14. 8. 25	12^{45}	„	„	31	„	„
„	„	„	12	15. 8. 25	4^{30}	„	nachmitt.	32	„	„
„	„	„	13	17. 8. 25	9^{45}	„	morgens	34	„	„
„	„	„	14	18. 8. 25	4	„	nachmitt.	35	„	„
„	„	„	15	20. 8. 25	9^{30}	„	morgens	37	„	„
„	„	„	16	22. 8. 25	10	„	„	39	„	„
„	III	„	53	24. 8. 25	12	„	mittags	41	„	„
„	II	„	17	26. 8. 25	4^{30}	„	nachmitt.	43	„	„
„	III	„	54	29. 8. 25	11^{45}	„	vormitt.	46	„	„
„	II	„	18	1. 9. 25	4^{30}	„	nachmitt.	49	„	„

Guter Beleuchtung ausgesetzt, ist der Vorkeim schon nach Ausbildung von 2 Gliederzellen zur Flächenbildung übergegangen, die vorletzte Gliederzelle nimmt durch Zerlegung in 4 Zellen an der Flächenbildung teil (Tafel II, Fig. 6 ff.). Die Scheitelzelle ist aus der Endzelle durch eine schräge Wand herausgeschnitten worden und hat im Verlauf ihrer Tätigkeit 10 Segmente, 5 nach rechts und 5 nach links gebildet. Das dritte Segment ist parallel dem vorletzten Segment 2 entstanden [1]) (Tafel II, Fig. 5). In Höhe des 5. Segmentes kommt die Scheitelzelle in eine seichte Einbuchtung zu liegen, in dem die beiderseits von ihr gelegenen Randpartien sich durch stärkeres Wachstum ihrer Zellen vorwölben, sie selbst nimmt allmählich immer schmalere Gestalt an. Die Einbuchtung vertieft sich von Tag zu Tag, und die sich vorwölbenden Lappen, die wir als Flügel bezeichnen, verbreitern sich zusehends, wodurch die für die Farnprothallien charakteristische Herzform zustande kommt (Tafel II, Fig. 18).

[1]) Diese Unregelmäßigkeit in der Segmentierung ist bereits eingangs erwähnt worden.

Die Tätigkeit der Scheitelzelle ist eine begrenzte. Nach der Ausbildung der 10 Segmente — es können auch mehr oder weniger sein — stellt sie ihren bisherigen Teilungsmodus ein, indem sie durch eine tangentiale oder perikline Wand in eine vordere Rand- und eine hintere Flächenzelle zerlegt wird (Tafel III, Fig. 48) [2]), von denen die vordere sich nach Art der Randzellen weiter teilt. Sie zerfällt durch eine Längswand oder Antikline in zwei gleichwertige Zellen (Tafel III, Fig. 49), die die eben beschriebene Teilungsweise zunächst nicht wiederholen, was das normale wäre, sondern ihrerseits sich wieder durch je eine Antikline in je zwei Tochterzellen gliedern (Tafel III, Fig. 50). Die weitere Aufteilung regelt sich derart, daß in den neu entstehenden Zellen perikline und antikline Wände miteinander abwechseln (Tafel III, Figur 51—52). Die Entstehungsfolge der einzelnen Wände ist durch bestimmte Strichelung und Punktierung, deren Reihenfolge auf der Tafel angegeben ist, gekennzeichnet. Damit ist also die Tätigkeit der eigentlichen Scheitelzelle und ihrer benachbarten Randzellen in ein allgemeines terminales Randzellenwachstum übergegangen, eine sogenannte Scheitelkante hat sich gebildet. Ihre Zellen zeichnen sich vor den anderen durch geringe Größe, schmale Gestalt und reichen Plasmagehalt aus. Die der Symmetrieachse am nächsten liegenden bewahren ihre Teilungsfähigkeit am längsten. — Die Teilungen der Flächenzelle, die aus der Scheitelzelle durch die erste Perikline hervorgegangen ist, stehen von vornherein hinter denen der Randzelle, deren Schicksal wir eben verfolgt haben, zurück, um bald ganz in Dauergewebe überzugehen.

Ganz analog der Zerlegung der Scheitelzelle vollzieht sich die Aufteilung der Segmente. Es erscheint mir zweckmäßig, ein Segment herauszugreifen und es in seiner Entwicklung klarzulegen. Segment VI ist in Figur 9 auf Tafel II gerade gebildet worden. Der erste Teilungsschritt, der bei allen Segmenten zu beobachten ist, ist in der folgenden Zeichnung 10 bereits vollzogen. Eine perikline Wand hat Segment VI in eine vordere Rand- und eine hintere Flächenzelle zerlegt. Die Entstehungszeit dieser Wand fällt entweder mit der neuen Teilung der Scheitelzelle zusammen, oder die jüngste Segmentzelle teilt sich, bevor die Scheitel-

[2]) Die Aufteilung der Scheitelzelle ist in Teilbildern in vergrößertem Maßstabe wiedergegeben. (Tafel III, Fig. 48—52).

zelle eine neue Wand aufweist (vergl. auch Jakowatz 1901. Pedersen 1875, Döpp 1925). Die Randzelle zerfällt nun durch eine antikline Wand in zwei gleichgroße Tochterzellen (Tafel II, Fig. 11), in denen wieder je eine perikline Wand auftritt. Dadurch entstehen zwei Rand- und zwei Flächenzellen. Während sich die linke der Randzellen einstweilen durch successiv aufeinander senkrecht stehende Wände weiter teilt, kommt in der rechten Randzelle, wo man eine Antikline erwarten sollte, wieder eine perikline Wand zur Ausbildung (Tafel II, Fig. 13). Derartige Unregelmäßigkeiten sind im Segment VI noch zweimal zu beobachten, aber im wesentlichen regelt sich die Entwicklung des Segments durch abwechselnd auftretende perikline und antikline Wände. Es kann auch hin und wieder eine nach außen schräg verlaufende Wand in einer Randzelle gebildet werden, wie wir sie in den Figuren 10—18 auf Tafel II im Segment V verfolgen können, und wo sie durch — . . . — . . . — markiert ist. Die durch die schräge Wand entstandenen Randzellen teilen sich in der bekannten gesetzmäßigen Weise weiter. Auf eine Antikline kann auch wieder eine Antikline folgen, ein Fall, der bereits bei der Aufteilung der Scheitelzelle besprochen worden ist. Weitere Unregelmäßigkeiten festzustellen, überlasse ich dem Leser selbst, da es dank der durchgeführten Analyse keine Schwierigkeiten bietet, die Entwicklung aller Segmente und damit des ganzen Prothalliums zu verfolgen.

Abweichend von der Zerlegung der vorderen und mittleren verhalten sich die hinteren Segmente. In Segment I werden 5 und in Segment II 4 Querwände gebildet, die von hinten nach vorne aufeinander folgen (sie sind der Reihenfolge nach verschieden markiert). Nachträglich findet in den so entstandenen Zellen noch eine gewisse Aufteilung statt. In Figur 14 auf Tafel II hat die Zerlegung des Segments I, in Figur 12 die des Segments II ihren Abschluß gefunden; bis auf eine gewisse Streckung und Verschiebung der Wände ist keine Veränderung mehr zu beobachten. Die Segmente sind in Dauergewebe übergegangen. Zur Zeit der Ausbildung der hinteren Segmente ist das Längenwachstum noch vorherrschend. Das eigentliche Breitenwachstum setzt erst mit dem III. und IV. Segment ein und nimmt an Intensität nach vorne hin zu, während das Längenwachstum immer mehr in den Hintergrund tritt. Ein Vergleich der Figuren 8 und 18 auf Tafel II möge dies bestätigen. Der Umfang des Prothalliums hat

im Verhältnis zu seiner Länge augenscheinlich sehr stark zugenommen. Diese Tatsache findet ihre Erklärung in dem außerordentlichen Breitenwachstum der äußeren Segmentteile der mittleren und vorderen Segmente. Während die Längswände eines eben entstandenen Segments annähernd parallel zueinander stehen (Tafel II, Fig. 8, Segment V), erweitern sie sich im Verlauf der Entwicklung fächerförmig nach außen hin (Tafel II, Fig. 18, Segment III, IV, V, VI, und VII). Je mehr wir zu den vorderen Segmenten kommen, umsomehr verliert sich die fächerförmige Gestalt, weil das Wachstum der hinteren Segmentteile mit dem der vorderen Segmentteile noch annähernd Schritt hält. Die Segmentlängswände zeigen also noch parallelen Verlauf. Der weitere Entwicklungsgang würde für sie dasselbe ergeben, wie ich es soeben für die Segmente III, IV, V, VI und VII sagte. Die hinteren Segmentteile gehen allmählich in Dauergewebe über, während vorne das Wachstum in bekannter Weise noch eine Zeit lang anhält.

Gleichzeitig mit der fächerförmigen Ausbildung der Segmente findet eine allmähliche Zurückbiegung ihrer Wände statt. Am meisten werden naturgemäß die hinteren Segmente betroffen, denn sie unterliegen ja während der ganzen Entwicklung des Prothalliums der Wirkung des Breitenwachstums. Die Längswände der älteren Segmente, die ursprünglich schwach nach vorne konkav gekrümmt waren, werden nicht allein seitlich abgedrängt, sondern schließlich sogar nach rückwärts gebogen (Tafel II, Fig. 18, Segment III, b b). In dem Maße, wie wir uns nach vorne bewegen, nimmt die Zurückbiegung der Segmentwände ab, die Wände g g und h h haben ihre konkave Krümmung noch bewahrt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung würde aber auch sie dasselbe Schicksal treffen.

Mit der Formveränderung der Segmente geht natürlich Hand in Hand eine Deformation der Zellwände. Die zuerst gebildeten, also die ältesten Zellwände sind der stärksten Verzerrung unterworfen. In Figur 18 auf Tafel II sind im Segment IV, V und VI die Formveränderungen der ersten periklinen Wände besonders auffällig. Je weiter wir die Analyse fortsetzen, um so schwächer werden die Knickungen, bis wir in den zuletzt gebildeten Zellen die Wände in ihrer ureigensten Form vor uns haben.

Figur 58 auf Tafel III veranschaulicht noch einmal im Zusammenhang die Wachstumsverhältnisse des Prothal-

liums. Die Kurven stellen die Bahnen dar, die die Randpunkte der Segmente im Verlauf der Entwicklung beschreiben [1]). Die Figur entstand in gleicher Weise wie die bei Döpp. Auf allen Zeichnungen wurden die Randpunkte der Segmente ihrer Enstehungsfolge nach mit Buchstaben a, b, c, d, e, f, g versehen, und dann die einzelnen Zeichnungen, wie es der Entwicklung des Prothalliums entsprach, aufeinander gelegt — das jüngste Stadium nach oben — und zwar so, daß die Basalzellen genau übereinander lagen, und die Medianen alle dieselbe Richtung hatten. Über die in dieser Weise geordneten Entwicklungsstadien wurde ein Bogen durchsichtiges Pauspapier gelegt, die Punkte darauf aufgetragen und die einander entsprechenden durch eine Linie verbunden. Ferner wurde Figur 7 auf Tafel II, von der ich ausging, und der Umriß des letzten Bildes durchgezeichnet.

Die Bahnen der Randpunkte der ältesten Segmente a auf der rechten und b, c auf der linken Seiten sind Kurven, die zunächst nach vorne wandern, dann allmählich auf Grund des einsetzenden Breitenwachstums mehr und mehr seitlich abgedrängt werden und schließlich eine Rückwärtsbewegung erfahren. Damit sind die drei Wachstumsrichtungen noch einmal klar zum Ausdruck gebracht: Ein Wachstum nach vorne, ein Wachstum in die Breite und ein Wachstum nach hinten. Je mehr wir nach vorne gehen, um so mehr nimmt die Krümmung der Bahnen ab. Zeigen die Kurven e links und d und f rechts nur noch einen Verlauf nach vorne und seitlich, so erkennen wir in der Kurve g eine gerade Linie, also nur noch ein Vorwärtswandern. Mit fortschreitender Entwicklung würden auch die Kurven e, g, f und d allmählich in die oben beschriebenen Bahnen übergehen. Die Regelmäßigkeit der Kurven deutet auf ein gleichmäßiges Wachstum des Prothalliums hin.

Im Anschluß hieran sei noch einiges zu dem Entwicklungsgang des Prothalliums von Aspidium spinulosum gesagt, dessen Fläche ihren Ursprung der vorletzten Gliederzelle des Protonema verdankt (Tafel III, Fig. 1—11). Die Entwicklung bietet an sich nichts Neues. Aber interessant ist es, den allmählichen Übergang der Scheitelzelle in die terminale Lage, sowie die damit verbundene Abdrängung der letzten Gliederzellen, deren Wachstum bald erloschen ist, zu verfolgen. In Figur 2 auf Tafel III

[1]) Die Ausgangspunkte der Kurven sind in einer Spezialfigur noch einmal vergrößert wiedergegeben (Tafel III, Fig. 57).

haben die Wand a a, durch die die Scheitelzelle gebildet wird, sowie die von ihr nach vorne liegenden Querwände noch eine annähernd senkrechte Lage zur Längsachse des Prothalliums. Figur 3 auf Tafel III zeigt den Beginn der Tätigkeit der Scheitelzelle. Segment I und II sind entstanden; in dem folgenden Entwicklungsstadium ist bereits Segment III abgeschnitten worden. Durch starkes Wachstum der Segmente I und III wird die Scheitelzelle allmählich in die terminale Lage gerückt. In Figur 7 auf Tafel III befindet sie sich bereits parallel zur Längsachse des Prothalliums. Hand in Hand mit der weiteren Tätigkeit aller gebildeten Segmente vollzieht sich nun auch mehr und mehr die Abdrängung der ursprünglichen Sitze des Protonema. In Figur 9 auf Tafel III hat sie einen Bogen von 90° beschrieben. Ihre Querwände, die in Figur 2 noch einen rechten Winkel mit der Längsachse bildeten, stehen nunmehr parallel zu dieser. Mit fortschreitender Entwicklung würde eine weitere Abbiegung der Spitze erfolgen, sodaß schließlich ihre Querwände wieder senkrecht zur Längsachse verlaufen könnten. Über den weiteren Entwicklungsgang ist nichts hinzuzufügen. Die Aufteilung der Scheitelzelle wie die Zerlegung der Segmente gehen durch abwechselnd antikline und perikline Wände vor sich.

Die bisherigen Ausführungen beziehen sich auf die Flächenansicht des Prothalliums. Nunmehr kommen wir auf die Vorgänge im Innern zu sprechen. Im allgemeinen Teil der Arbeit war schon gesagt worden, daß die Einschichtigkeit nur eine bestimmte Zeit hindurch beibehalten wird. Von einem gewissen Entwicklungsstadium an finden nicht mehr allein Zellteilungen senkrecht zur Thallusfläche, sondern auch parallel zu ihr statt. Damit ist der Anfang der Mehrschichtigkeit gegeben, der ungefähr mit der Aufteilug der Scheitelzelle zusammenfällt und nur für den mittleren Teil des Prothalliums in Betracht kommt. Man spricht auch wohl von einer mehrschichtigen Mittelrippe. Diese weist vorne eine schmale Einbuchtung auf, erreicht unmittelbar hinter der Scheitelbucht ein Drittel der Gesamtbreite des Thallus und verjüngt sich nach hinten zu. Der Querschnitt zeigt eine starke Vorwölbung nach unten, die sich zu den einschichtigen Flügeln hin allmählich abflacht.

Zur Klärung der zur Entstehung der Mittelrippe führenden Teilungen stellte ich zwei mediane Längsschnitte her. Der erste ist durch ein Prothallium gelegt, das den Beginn der

Mehrschichtigkeit gerade zeigt (Tafel II, Fig. 56 a, b). Der zweite Längsschnitt in Figur 55 auf Tafel II stammt von einem Prothallium, dessen Mittelrippe bereits auf 4 Zellschichten gestiegen ist. Von den stark ausgezogenen Wänden a a, b b usw., die sämtlich zur Thallusfläche senkrecht stehen, haben wir die hinteren offenbar als Begrenzungswände der von der Scheitelzelle abgegebenen Segmente aufzufassen, die ja auf einem Längsschnitt quer getroffen werden, während die vorderen Wände mit der Tätigkeit der Scheitelkante zur Ausbildung gelangt sind. Wie entstehen diese Wände und wie erfolgt die Aufteilung der durch sie gebildeten Zellen?

In der Spitzenzelle S ist senkrecht zur Fläche die Wand h h aufgetreten. Dadurch entstehen eine „Innenzelle" und wieder eine Spitzenzelle. Diese wird sich in gleicher Weise weiterteilen. Jene dagegen wird, da die Entwicklung von vorne nach hinten fortschreitet, dem Teilungsmodus der schon weiter entwickelten Innenzellen, die durch die dick markierten Wände begrenzt sind, folgen. Sie nimmt zunächst höhere und breitere Gestalt an und wird dann durch eine parallel zur Fläche verlaufende Wand halbiert. Die Tochterzellen gliedern sich wieder durch senkrecht zur Fläche stehende Wände, darauf würden wieder parallele folgen und so fort. In den weiter nach hinten liegenden Innenzellen c d d c, b c c b und a b b a sind zunächst 2—3 zur Fläche parallele Wände gebildet worden [1]).

Werden die Prothallien geschlechtsreif, so vollziehen sich die meisten Zellteilungen auf der Unterseite, da hier die Archegonien zur Entwicklung kommen. Ein Vergleich der Figuren 55 und 56 auf Tafel III möge dies bestätigen. Die Archegonentwicklung weicht von der in der Literatur schon beschriebenen nicht ab. Das erste entsteht dicht hinter der Scheitelkante, bei weiterer Entwicklung und Erstarkung des Prothalliums folgen ihm zahlreiche andere hinter-, später auch nebeneinander nach. Da das Prothallium, so lange keine Befruchtung erfolgt, unter günstigen äußeren Bedingungen längere Zeit fortzuwachsen vermag, und nahe dem Vegetationspunkte die Anlagen immer neuer Archegonien sichtbar werden, bilden diese auf der Unterseite einen vom Grunde bis zum Scheitel auf

[1]) Ich möchte hier zur Erleichterung der räumlichen Vorstellung auf 2 Figuren 28 und 29 bei Döpp verweisen. Der räumliche Aufbau stimmt bei allen Prothallien der Polypodiaceen im wesentlichen überein.

der Mittelrippe sich erstreckenden, in der Richtung nach vorne sich verbreiternden Längsstreifen. Meine Kulturen brachten nur rein weibliche Prothallien zur Entwicklung, Antheridienbildung wurde nie wahrgenommen. Ich möchte betonen, daß der Nährboden den Prothallien von Aspidium spinulosum besonders zusagte. Keine der Kulturen zeigte ein derartig gutes Wachstum. Vielleicht würde ein an Nährstoffen ärmeres Substrat auch Antheridienbildung zur Folge haben.

Die Fähigkeit, Rhizoiden zu erzeugen, kommt in den ersten Entwicklungsstadien des Prothalliums, so lange es noch einschichtig ist, scheinbar allen Zellen des Randes und der Fläche zu, die eine gewisse Entfernung von der Basalzelle nicht überschreiten. Später, wo ein axiler Teil des Prothalliums mehrschichtig wird, bleibt die Bildung der Wurzelhaare auf dessen Unterseite beschränkt. Die Prothalliumzelle, welche ein Wurzelhaar hervorgebracht hat, gibt nicht selten in dessen unmittelbarer Nähe zwei bis drei weiteren den Ursprung. Ihre Bildung wird dadurch eingeleitet, daß in dem grundwärts gekehrten Ende der betreffenden Zelle des Prothalliums das Plasma in größerer Menge sich ansammelt, und dieses durch eine schiefe- oder quergerichtete Wand sich als Wurzelhaarzelle abgrenzt.

Alte Prothallien sind stets flach ausgebreitet und haben sich im Laufe der Entwicklung senkrecht zum Licht eingestellt. Die Herzform verliert sich mehr und mehr. Der Rand nimmt teilweise wellige Form an und ist mit Haarpapillen besetzt, die hier und da, namentlich am hinteren Ende durch Randzellen aus ihrer Umgebung herausgehoben sind. Ihre Verteilung auf der Oberseite und Unterseite ist verschieden. Die Unterseite weist reichliche Behaarung auf, die auf der Mittelrippe in der Nachbarschaft der Archegonien am stärksten ist und zu den Flügelrändern hin abnimmt. Die Haare der Oberseite sind auf die Mittelrippe beschränkt, die Flügel sind haarlos. Die Haarpapillen sind im allgemeinen einzellig, bei Aspidium lonchitis beobachtete ich vereinzelt zweizellige. Die zuerst gebildeten stehen an Größe hinter den jüngeren zurück. Der Chlorophyllgehalt der Haare ist geringer als der der übrigen Zellen. Nur wenige kleine Chloroplasten sind vorhanden.

Im Winter wuchs bei fast allen Prothallien, die den Rhönkulturen angehörten, die Scheitelbucht zu einem zungenförmigen Fortsatz aus, der bei Wiederbeobachtung im März, wo die Vegetationsbedingungen günstiger wurden,

sich vorne verbreiterte und eine deutlich ausgeprägte Scheitelbucht bildete. An der Basis dieses als Adventivprothallium aufzufassenden Gebildes entwickelten sich zahlreiche Rhizoiden. Unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt entstanden Archegonien. Antheridien wurden nicht gefunden. Die Mutterprothallien gingen allmählich zugrunde. — Anders verhielten sich die Prothallien, die sich aus den im botanischen Garten gesammelten Sporen entwickelten. Die Scheitelkante ging anfangs ebenfalls in eine zungenförmig gestaltete, in der Mitte mehrschichtige Sprossung über, die sich aber nicht in ein Adventivprothallium verwandelte, sondern sich allmählich zu einem zylindrischen Zellkörper verjüngte. So lange dieser noch zungenförmig war, kamen zahlreiche normale Archegonien zur Entwicklung, die sich in akropetaler Reihenfolge von der Basis zum Scheitel hinzogen. Außerdem fanden sich neben den bekannten Haarpapillen blasse mehrzellige Haare und eigenartige schuppenförmige Gebilde, die aus fast farblosen Zellen (wenige kleine Chloroplasten) bestanden und sich dadurch scharf gegen das grüne Prothalliumgewebe absetzten. Solche Schuppen sind dem Sporophyten eigentümlich. An der Basis der beschriebenen Sprossung konnten ferner zum ersten Male Antheridien festgestellt werden. Sie bildeten die Spitze ausgewachsener Prothalliumzellen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung des zylindrischen Zellkörpers beobachtete ich in zwei Fällen, daß sich aus seiner Spitze zu einer gewissen Zeit ein Farnblatt entwickelte. Etwas später wurden Wurzel und Stamm angelegt, ein Fuß konnte nicht entdeckt werden. Wir haben es mit einem Embryo zu tun, der vielleicht apogam entstanden ist.

Entwicklung des Prothalliums von Aspidium thelypteris Swartz.

Die gelbbraune äußere Haut der bilateral gebauten Spore ist mit abgerundeten bis spitzen Höckern versehen (Tafel I, Fig. 19—23). Ihre Länge mißt im Mittel 54 µ, ihre Breite 36 µ. Nach der längs der Schneide (Tafel I, Fig. 20) erfolgten Sprengung der Außenhaut sehen wir auch hier wie bei Aspidium spinulosum anfangs einen papillenförmigen, bald aber durch Längenwachstum sich streckenden Faden aus der entstandenen Öffnung hervorbrechen, das erste Rhizoid, das gleich bei seiner Entstehung durch eine kleine

Wand von der Sporenzelle abgeschnitten wird (Tafel I, Fig. 21). Diese nimmt rasch an Länge zu und zeigt das erste Wurzelhaar als eine seitliche (Tafel I, Fig. 22) oder endständige farblose Bildung (Tafel IV, Fig. 1 ff.). In der dicht mit Chloroplasten gefüllten Sporenzelle — der Ölgehalt ist schon ein wenig zurückgegangen — sieht man alsbald die erste zur Wachstumsrichtung senkrecht stehende Wand auftreten. Basalzelle und erste Gliederzelle sind entstanden. Die Gliederzelle teilt sich in der bei Aspidium spinulosum angegebenen Weise (Tafel I, Fig. 22 und 23). Am häufigsten konnten Protonemata, die aus (3-) 4 Zellen bestanden, beobachtet werden (Tafel IV. Fig. 4, Tafel V, Fig. 50, 62, 67). Bei ungünstigen Licht- und Nährbodenverhältnissen steigt die Zahl der Zellen (Tafel V, Fig. 49). Dies Prothallium ist infolge der teilweise dichten Aussaat im Schatten anderer aufgewachsen. Erst durch die Ausbildung des langen Protonema und der damit verbundenen Wachstumsbeschleunigung wurde es ihm möglich, sich durch die übrigen hindurchzuschieben und ans Licht zu gelangen. Auffallend ist bei vielen Vorkeimen die starke Aufteilung ihrer Gliederzellen, selbst der Basalzelle. Von einem eigentlichen Fadenstadium kann dann kaum noch die Rede sein (Tafel V, Fig. 54—59 und 62—66). In Figur 59 und 66 auf Tafel V nimmt die letzte Gliederzelle starken Anteil an der Flügelbildung des Prothalliums.

Die Zerlegung der Gliederzellen vollzieht sich wie die bei Aspidium spinulosum. Die zuerst auftretenden Wände verlaufen entweder parallel zur Längsachse des Fadens (Tafel IV, Fig. 4, Tafel V, Fig. 54 und 62) oder schneiden durch eine schräge Wand eine keilförmige Zelle heraus, die wir in den Figuren 50 und 67 auf Tafel V in der vorletzten Gliederzelle finden. Nachträglich eingeschobene Querwände konnten nur an dem etiolierten Prothallium (Tafel V, Fig. 49) festgestellt werden. Überhaupt ist mir aufgefallen, daß Querwände namentlich an den Protonemata auftreten, die unter dem schädigenden Einfluß äußerer Faktoren wachsen. Dies muß auch ohne weiteres einleuchten, da die durch das Etiolement langgestreckten Zellen ganz besonders einer Querwand als Stütze bedürfen.

Die Entwicklung der in der Endzelle des Vorkeimstadiums sich bildenden Zellfläche vollzieht sich in analoger Weise, wie wir es bereits bei Aspidium spinulosum festgestellt haben.

In den Figuren 4 auf Tafel IV und 63—64 auf Tafel V wird die Flächenbildung durch eine in der Endzelle zur Mediane geneigte Wand a a eingeleitet. Diejenige der Tochterzellen, welche den stumpfen Winkel x a a, innehat, übernimmt die Scheitelzellfunktion und teilt sich in gesetzmäßiger Weise durch annähernd senkrecht aufeinander stehende Wände (Tafel IV, Fig. 4—11, Tafel V, Fig. 64—66). Die Wände b b senkrecht auf a a, und b_1 b_1 parallel zu x x treten in beiden Fällen gleichzeitig auf (Tafel IV, Fig. 4, Tafel V, Fig. 64).

Häufig wird die Endzelle des fadenförmigen Vorkeims auch durch eine mediane Längswand in nahezu zwei gleiche Hälften zerlegt (Tafel V, Fig. 50). Welche der beiden entstandenen Zellen die Scheitelzelle bilden wird, kann erst der Verlauf der Entwicklung zeigen. Die Wände b b und b_1 b_1 stehen in diesem Falle, soweit ich beobachten konnte, stets parallel zu x x, der letzten Querwand des Protonema.

Schließlich finden wir, wenn auch nicht so häufig, die dritte Modifikation wieder, bei der die letzte Wand schräg zur Längsrichtung des Fadens verläuft (Tafel V, Fig. 67—71). Die letzte Gliederzelle wird dann fast immer durch eine schräge Wand geteilt (vergl. Aspidium spinulosum). – Nicht selten werden in jüngeren Entwicklungsstadien zwei Segmente einander parallel abgeschnitten (Tafel V, Fig. 53 und 66).

Erwähnenswert ist noch, daß ich an mehreren jüngeren Prothallien Anzeichen von dichotomer Verzweigung beobachtete (Tafel V, Fig. 54—59), die auf die Tätigkeit zweier Scheitelzellen zurückzuführen ist. In Figur 55 auf Tafel V kommt es durch eine schräge Wand a a zur regulären Ausbildung der ersten Scheitelzelle. Gleichzeitig mit der Wand b b entsteht in dem damit herausgeschnittenen zweiten Segment eine zweite Scheitelzelle (Tafel V, Fig. 56, sie ist durch dicke Linien aus dem übrigen Gewebe herausgehoben). Beide Vegetationspunkte funktionieren in gleicher Weise, indem sie abwechselnd nach rechts und links Segment nach Segment abschneiden. Am Grunde der Einbuchtung entwickelt sich ein Mittellappen, welcher die Scheitelregion in ungefähr zwei gleiche Teile sondert (Tafel V, Fig. 57—59). Wir werden hier unwillkürlich an den Entwicklungsgang der Lebermoosthalli (Anthoceros, Marchantia und Riccia) erinnert. Leider ist eine weitere Untersuchung der

Entwicklung dieses Prothalliums unterblieben. Ob die beiden Tochterscheitel sich fortgebildet hätten und eine ausgeprägte Dichotomie zustande gekommen wäre, bleibt natürlich zweifelhaft, zumal bereits in Figur 59 auf Tafel V die zuerst gebildete Scheitelzelle durch eine perikline Wand eine Aufteilung erfährt und damit zum Randzellenwachstum übergeht. Deutliche Dichotomie zeigten verschiedentlich Adventivprothallien von Aspidium thelypteris. Beide Tochterscheitel brachten zahlreiche Archegonien zur Entwicklung. Döpp hat bei Prothallien von Aspidium dryopteris dichotome Verzweigung festgestellt, desgleichen Gerhardt bei Athyrium filix femina. Hier glückte es, von der Keimung bis zur fertigen Gabel die Entwicklung klarzulegen. Ein weiteres Beispiel lieferte Goebel 1918 in seiner Organographie auf S. 948. Figur 938 bringt daselbst ein gabelig verzweigtes Prothallium von Osmunda regalis. Bei den übrigen kultivierten Arten konnten Anzeichen einer Dichotomie nicht beobachtet werden.

Um über die Weiterentwicklung der Prothallien von Aspidium thelypteris klar zu werden, wurden wieder eine größere Anzahl junger Vorkeime aufgenommen [1]). In einem Falle gelang es auch hier, die Entwicklung ein und desselben Prothalliums bis zur Geschlechtsreife zu verfolgen (Tafel IV, Fig. 1—14). Im folgenden seien Tag und Stunde der Aufnahme wiedergegeben:

Aussaat der Sporen am 3. 6. 25
Keimung der Sporen am 8. 6. 25

Tafel	IV,	Fig.	1	12. 6. 25	9	Uhr	morgens	9	Tage	alt
„	„	„	2	13. 6. 25	10^{45}	„	vormitt.	10	„	„
„	„	„	3	14. 6. 25	11	„	morgens	11	„	„
„	„	„	4	16. 6. 25	10	„	„	13	„	„
„	„	„	5	18. 6. 25	9	„	„	15	„	„
„	„	„	6	19. 6. 25	9^{15}	„	„	16	„	„
„	„	„	7	22. 6. 25	7	„	abends	19	„	„
„	„	„	8	24. 6. 25	9^{05}	„	morgens	21	„	„
„	„	„	9	26. 6. 25	11	„	vormitt.	23	„	„

[1]) Das Wiederauffinden der einzelnen Vorkeime erreichte ich im Gegensatz zu Döpp anfangs dadurch, daß ich kleine Glassplitter, die zuvor über einer Flamme sterilisiert waren, dicht an die Objekte heranlegte. Später vereinfachte ich das Verfahren; ich zog nur mit einer sterilisierten Nadel unmittelbar hinter dem Prothallium einen Strich in den Agar oder hob ein kleines Agarstückchen heraus.

Tafel	IV,	Fig. 10	28. 6. 25	5^{10}	Uhr	nachm.	25	Tage	alt
„	„	„ 11	30. 6. 25	11	„	vormitt.	27	„	„
„	„	„ 12	2. 7. 25	9^{30}	„	morgens	29	„	„
„	„	„ 13	4. 7. 25	9	„	„	31	„	„
„	„	„ 14	6. 7. 25	10^{45}	„	vormitt.	33	„	„

Der Entwicklungsgang verläuft wie der von Aspidium spinulosum. Die stark ausgezogenen Linien grenzen 5 Segmente auf der rechten und 5 auf der linken Seite ab. In älteren Stadien kommt es zur Ausbildung von Haarpapillen, zunächst am Rande (Tafel IV, Fig. 11), später finden wir sie auch auf der Fläche. Das Auftreten der Haare erfolgt an gleich alten Prothallien zu ganz verschiedener Zeit. So setzte im frühesten Fall die Haarbildung an 15 Tage, im spätesten Fall an 27 Tage alten Prothallien ein (ab Aussaat). Hier hatte sich teilweise schon die Aufteilung der Scheitelzelle vollzogen. Die Haarbildung kann also im Vergleich zu der bei Aspidium spinulosum ziemlich spät erfolgen. Döpp hat gleiche Beobachtungen bei Aspidium dryopteris gemacht, ebenso Lagerberg bei Polypodium und Phegopteris: „Die Gametophyten können . . . sogar eine deutliche Herzform schon angenommen haben, ohne ein einziges Haar zu besitzen". Die Verteilung der Haare auf der Fläche weicht von der bei Aspidium spinulosum ab, sie sind auf Ober- wie Unterseite auf den mehrschichtigen Teil des Thallus beschränkt, die Flügel sind haarfrei. In ihrem Aussehen gleichen sie denen von Aspidium spinulosum. Sie enthalten wenige kleine Chloroplasten, die an Größe hinter denen der Prothalliumzellen zurückstehen. Die Länge schwankt etwas; hier und da sind sie auf Trägerzellen aus dem Rand herausgehoben. Mehrzelligkeit wurde nicht beobachtet.

Auf eine Schilderung der Zerlegung der Scheitelzelle, wie der Segmente und Wachstumsverhältnisse kann ich verzichten. Sie sind in eingehendster Weise bei Aspidium spinulosum erörtert worden. Hinweisen möchte ich nur auf die Figuren 60 auf Tafel V und 15—18 auf Tafel IV.

Figur 60 bringt eine Kombination eines kleinen Stückes der Fläche und zwar der aufgeteilten Scheitelzelle (Tafel IV, Fig. 14) mit einem Längsschnitt in perspektivischer Ansicht. In der Wand a a erkennen wir die erste Perikline, die zur Bildung einer Rand- und Flächenzelle führt, welch erstere alsbald durch eine Antikline weiter zerlegt wird. In gleicher Weise wiederholt sich der Teilungsvor-

gang der Randzellen. Die Wand x x, die periklin verlaufen sollte, aber antiklin verläuft, zeigt eine kleine Abweichung vom normalen Teilungsmodus, worauf schon bei Aspidium spinulosum verschiedentlich hingewiesen wurde. Die Wände des Längsschnittes 1 1, 2 2 sind gleichzeitig mit der Zerlegung der Scheitelzelle entstanden.

Die Figuren 15—18 stellen Längsschnitte durch Prothallien verschiedenen Alters dar. In Figur 15 ist das Prothallium 28, in Figur 16 35 und in Figur 17/18 57 Tage alt. Ein Vergleich der drei Altersstufen veranschaulicht das Steigen der Mehrschichtigkeit von 2 über 4 (Fig. 16) zu 5 Zellschichten (Fig. 17). Über Entstehung und Aufteilung der (Mittelrippe) etwas zu sagen, erübrigt sich, da die Entwicklung den gleichen Weg wie die bei Aspidium spinulosum einschlägt. Das 28 Tage alte Prothallium ist gerade geschlechtsreif geworden. In der dritten Innenzelle erkennen wir eine ganz junge Archegonanlage, deren Mutterzelle die erste Teilung durch eine der Ebene des Prothalliums parallele Horizontalwand in Deckel- und Zentralstelle gerade vollzogen hat. Figur 18 auf Tafel IV weist wohl-ausgebildete Archegonien auf, die alle Teile wie Ei-, Bauch- und Halskanalzellen erkennen lassen. Die Archegonien wurden auf Ober- wie Unterseite beobachtet (Photographie 1). Das bis zur Geschlechtsreife untersuchte Prothallium entwickelte auf der dem Licht zugekehrten Oberseite nach 28 Tagen das erste Archegon, auch die Rhizoiden brachen aus der Oberseite hervor. Vielleicht ist diese Erscheinung der großen Luftfeuchtigkeit in den Petrischalen zuzuschreiben, wie auch Döpp vermutet.

Die Prothallien entwickelten sich in erster Linie zu rein weiblichen (Photographie 3), daneben konnten, vorzugsweise bei engen Aussaaten, Vorkeime festgestellt werden, die ausschließlich Antheridien trugen. Die Gestalt derselben ist sehr unregelmäßig. Bald zeigen sie fadenförmigen Habitus, bald bilden sie Zellflächen, die mit oder ohne Scheitelzelle entstanden sind. Selbst aber da, wo eine Scheitelzelle auftritt, ist deren Teilung durch schiefe, einander abwechselnd aufgesetzte Scheidewände eine sehr begrenzte. Entweder stellt die Scheitelzelle ihre Tätigkeit bald ein und wird zur Dauerzelle, oder, wie es häufiger der Fall ist, erfährt sie bald eine Aufteilung in eine Rand- und Flächenzelle, und es wechseln dann in ersterer Quer- und Längsteilungen, wie wir es bereits kennen, miteinander ab. Es entstehen dann meist Antheridien tragende Prothallien

mit Meristem (Phot. 4), während wir dort, wo die Scheitelzelle alsbald nach ihrer Entstehung wieder funktionslos wird, oder wo überhaupt keine zur Ausbildung gelangt, von Kümmerprothallien sprechen, die in den beobachteten Fällen gleichmäßig mit Antheridien besetzt waren. Bei den Vorkeimen mit Meristem finden wir sie auf den basiskopen Teil (am Rand wie auf der Fläche) beschränkt.

Es wurden also drei Typen von Prothallien gefunden:

1) Prothallien mit Archegonien,

2) Prothallien mit Antheridien und Meristem. Sie waren klein, teils bandförmig, teils zeigten sie schon Herzform,

3) Kümmerprothallien ohne Meristem, die gleichmäßig mit Antheridien besetzt waren.

Zwittrige Prothallien wurden nicht gefunden. Die männlichen Vorkeime jedoch, die mit einem Meristem wuchsen, ließen sich leicht durch Verbesserung der Nährboden- wie Lichtverhältnisse auch zur Archegonentwicklung bringen.

Alte Prothallien sind flach ausgebreitet, der Rand ist wellig hin- und hergebogen und die Herzform ist in eine mehr quadratische übergegangen. Häufig konnten an ihrem Rande blasse schuppenartige Auswüchse und mehrzellige blasse Haare, namentlich in der Region des Scheitels beobachtet werden. Jene entsprechen in ihrer Ausgestaltung den Schuppen, die an der „apogamen" Sprossung bei Aspidium spinulosum zur Entwicklung kamen (Tafel V. Fig. 61). Sie bestehen aus kleinen, wenige winzige Chloroplasten führenden Zellen, von denen jede der randwärts gelegenen eine Papille trägt, während die Fläche sie nur vereinzelt aufweist. Die Papillen stehen an Größe hinter den Haaren der grünen Prothalliumzellen zurück. Von diesen unterscheiden sich auch die durch Form und Größe sofort auffallenden mehrzelligen Haare, die fast farblos sind, da sie nur wenige kleine Chlorophyllkörner besitzen. Sie endigen mit einer kugeligen Zelle, die eine orangerote, ölartige Substanz aufweist. Auch an den Schuppen sind sie als ein- bis mehrzellige Gebilde festzustellen. Solche Haare und Schuppen sind typisch für den Sporophyten. An jungen Farnpflänzchen sind sie stets wiederzufinden, wo sie zum Schutz des Vegetationspunktes dienen. Der Gametophyt vermag also Organe zu bilden, die dem Sporophyten eigen sind. Umgekehrt finden wir die ein-

zelligen Haare des Prothalliums an dem Sporophyten wieder, sie sind dann etwas länger und breiter.

Mit Beginn des Winters wuchs auch hier wie bei Aspidium spinulosum die Scheitelbucht meist zu zungenförmigen Zellkörpern aus, die drei Monate später, als die Lichtverhältnisse sich besserten, normale Prothallienform annahmen und unter ihrem Vegetationspunkt zahlreiche Archegonien entwickelten. Verschiedentlich war eine Dichotomie dieser Adventivprothallien festzustellen. Hier und da nahmen die Auswüchse auch auf der Fläche und am Rand des Thallus ihren Ursprung. Diese zeigten zum Teil ganz unregelmäßiges Aussehen, teils gingen sie auch in den bei Aspidium spinulosum beschriebenen zylindrischen Zellkörper über und trugen dann die dem Sporophyten eigenen blassen Schuppen und mehrzelligen Haare. Wahrscheinlich liegt ein Fall von Apogamie vor, obwohl ich kein Farnpflänzchen sich aus solcher Sprossung habe entwickeln sehen.

Entwicklung des Prothalliums von Aspidium lonchitis Swartz.

Die bilateral gestaltete Spore weist eine mit spitzen, teilweise mehrzinkigen Höckern versehene braune Außenhaut auf und ist im Durchschnitt 44 µ breit und 33 µ lang (Tafel I, Fig. 73—76). Zur Zeit der Keimung platzt die äußere Haut mit einem Längsriß an der durch eine einheitlich zackige Leiste vorgezeichneten Stelle (Tafel I, Fig. 74) auf und es erscheint zunächst das anfangs papillenförmige, alsbald rasch in die Länge wachsende erste Wurzelhaar (Tafel I, Fig. 75), welches an der unmittelbar hierauf hervortretenden und an Länge schnell zunehmenden Sporenzelle wieder als eine seitliche Ausstülpung wahrzunehmen ist (Tafel I, Fig. 76). Durch fortgesetzte Teilung der jeweiligen Endzelle kommt ein fadenförmiges Stadium zustande, das bei Aspidium lonchitis aus 3—6 Zellen besteht und entweder mit einer Papille abschließt oder papillenlos bleibt. Bemerkenswert ist die überaus häufige Gliederung der Basalzelle. Sonst ist zur Aufteilung des Protonema nichts zu sagen, da sie im wesentlichen der von Aspidium spinulosum und Aspidium thelypteris gleicht. Nachträgliche Querwände konnten nur an dem mit einer Papille endenden Faden beobachtet werden. Sie sind in den Figuren 43 -47 auf Tafel V durch besondere Markie-

rung (. —. · erste Querwand, —..—..— zweite Querwand) herausgehoben. Verschiedentlich wächst eine der letzten Gliederzellen zu einem mit einer Papille abschließenden Seitenast aus. Seine Entstehungsweise ist in den Figuren 11—16 auf Tafel V in der vorletzten Gliederzelle im einzelnen zu verfolgen.

Die normale Entwicklung der aus dem fadenförmigen Stadium sich bildenden Zellfläche vollzieht sich hier wie bei Aspidium spinulosum nach 2 Typen. In dem einen Fall ist es wieder die Endzelle, die der Fläche den Ursprung gibt. Dagegen dort, wo das Protonema durch eine Haarpapille abgeschlossen wird, verdankt sie ihre Entstehung einer Gliederzelle und zwar wieder der vorletzten, wenn ich die Papille als Endzelle ansehe. Dieser zweite Typ kommt im Vergleich zu Aspidium spinulosum nicht so häufig vor.

1) Entstehung der Fläche aus der Endzelle des Protonema.

Die Bildung der Fläche kann eingeleitet werden:

a) Durch eine in der Endzelle auftretende schräge Wand a a (Tafel V, Fig. 1—3 und 34),

b) durch eine in der Endzelle median verlaufende Wand (Tafel V, Fig. 5 (—10) und Fig. 12 (—16)).

Eine nähere Erläuterung der weiteren Entwicklung erübrigt sich, man vergleiche Aspidium spinulosum und Aspidium thelypteris. Eine dritte Modifikation, wie sie bei den schon behandelten Arten durch eine schief zur Längsachse des Fadens verlaufende letzte Wand zum Ausdruck kam, wurde nicht konstatiert.

2) Bildung der Fläche aus der vorletzten Gliederzelle des Protonema (Tafel V, Fig. 43—47).

Auch diese Form der Scheitelzellenentstehung ist schon bekannt. Sie wird durch eine in der vorletzten Gliederzelle ausgespannte Längswand x x eingeleitet. Auf diese setzt sich in der rechten Tochterzelle senkrecht eine Wand a a auf, die der schon häufig erwähnten Wand a a in der Endzelle entspricht (Tafel V, Fig. 43). Von den durch a a gebildeten Zellen geht die der Spitze zugekehrte, wie die Weiterentwicklung zeigt, in den einer zweischneidigen Scheitelzelle eigenen Teilungsmodus über, indem abwechselnd links und rechts die Wände b b, c c usw. senkrecht aufeinander zur Ausbildung kommen (Tafel V, Fig. 44 ff). Die Scheitelzelle, anfangs senkrecht zur Wachstumsrichtung, wird allmählich durch die Tätigkeit der hinteren Seg-

mente in die terminale Lage gerückt; dies sowie die Abdrängung der Spitze weiter zu verfolgen, gestatten die Figuren 1—11 auf Tafel III, die im Kapitel über Aspidium spinulosum eingehend beschrieben sind. Auch dies Prothallium von Aspidium lonchitis dürfte den gleichen Entwicklungsgang zeigen.

Im folgenden wären noch einige Worte über Prothallien zu sagen, die von dem normalen Typus der Scheitelzellentstehung abweichen und teilweise sehr verschieden zur Flächenbildung übergehen. Die einzelnen Entwicklungsphasen sind in den Figuren 17—20, 21—23, 24—28 und 29—33 auf Tafel V abgebildet.

In Figur 17—20 kommt es zur Ausbildung eines dreizelligen Protonema, das plötzlich sein Wachstum in der bisherigen Richtung einstellt und, wie die folgenden Stadien zeigen, aus der Basalzelle seine Weiterentwicklung nimmt. Diese teilt sich durch parallele Wände wie ein normaler Faden (Fig. 18), bis schließlich in der Endzelle des Fadens eine schräge Wand a a auftritt. Eine der durch a a entstandenen Zellen und zwar die, welche den stumpfen Winkel x a a bildet, übernimmt in der bekannten Weise die Scheitelzellfunktion. Das zuerst gebildete dreizellige Stadium hat den Charakter eines Seitenastes angenommen. Die nunmehrigen aus der Basalzelle hervorgegangenen Gliederzellen teilen sich zunächst durch Wände, die zur abgeänderten Wachstumsrichtung parallel verlaufen (Fig. 19); ihnen folgen in unregelmäßiger Weise neue Wände (Fig. 20).

Ein ähnlicher Fall bietet sich uns in den Figuren 24—28 auf Tafel V dar. Die ursprüngliche Wachstumsrichtung wird aufgegeben und durch lebhafte Teilung der Basalzelle eine neue eingeschlagen. Es liefert dieses Mal aber nicht die Endzelle, sondern die vorletzte Zelle den Ausgangspunkt für die Fläche. Diese wird durch eine Wand x x geteilt (Fig. 26), auf die senkrecht die Wand a a aufgesetzt wird (Fig. 27). Diese Flächenentwicklung erinnert an den Fall 2: Die Entstehung der Fläche aus einer der letzten Gliederzellen.

In den Figuren 21—23 auf Tafel V entstehen in der Endzelle des Protonema zwei Längswände. Von den drei entstandenen Zellen teilt sich die rechte Außenzelle in der für eine Scheitelzelle charakteristischen Weise.

In den Figuren 29—33, Tafel V wird die Endzelle des Fadenstadiums, wie wir es schon kennen, durch eine

schräge Wand a a geteilt (Fig. 30). In beiden Tochterzellen treten Wände b b und b_1 b_1 auf, von denen b_1 b_1 parallel zur letzten Querwand des Fadens steht. Die Wand b b aber, die normaler Weise auf a a senkrecht stehen sollte, schneidet keine der vorher entstandenen Wände, sondern verläuft von Außenwand zu Außenwand (Fig. 30). Erst in der dadurch herausgeschnittenen Zelle kommt es zur Bildung der Scheitelzelle, indem sie sich durch eine schräge Wand a_1 a_1 in zwei Zellen gliedert, von denen die linke sich in der früher geschilderten Weise teilt.

Über den weiteren Entwicklungsgang von Aspidium lonchitis ist nicht viel zu sagen. In den Figuren 19—38 auf Tafel IV finden wir wieder die Entwicklung ein und desselben Prothalliums von der Spore bis zur Geschlechtsreife abgebildet. Auffallend ist die große Regelmäßigkeit, mit der das Prothallium gewachsen ist. Ganz gleichmäßig sind von der Scheitelzelle abwechselnd 4 Segmente nach links und 5 nach rechts gebildet worden. Im folgenden sei das Alter der einzelnen Entwicklungsstadien angegeben [1]).

Aussaat der Sporen am 27. 7. 25
Keimung der Sporen am 3. 8. 25

Tafel IV, Fig.			19	10. 8. 25	10	Uhr	morgens	14	Tage	alt
„	„	„	20	12. 8. 25	5	„	abends	16	„	„
„	„	„	21	14. 8. 25	12^{15}	„	mittags	18	„	„
„	„	„	22	15. 8. 25	6	„	abends	19	„	„
„	„	„	23	17. 8. 25	3^{15}	„	nachm.	21	„	„
„	„	„	24	18. 8. 25	6	„	abends	22	„	„
„	„	„	25	20. 8. 25	6^{45}	„	„	24	„	„
„	„	„	26	22. 8. 25	11^{15}	„	mittags	26	„	„
„	„	„	27	23. 8. 25	7	„	abends	27	„	„
„	„	„	28	25. 8. 25	11^{45}	„	mittags	29	„	„
„	„	„	29	26. 8. 25	7	„	abends	30	„	„
„	„	„	30	28. 8. 25	9^{15}	„	morgens	31	„	„
„	„	„	31	30. 8. 25	11^{30}	„	mittags	34	„	„
„	„	„	32	1. 9. 25	10^{35}	„	vorm.	36	„	„
„	„	„	33	3. 9. 25	11	„	„	38	„	„
„	„	„	34	7. 9. 25	12	„	mittags	42	„	„
„	„	„	35	9. 9. 25	10^{30}	„	vorm.	44	„	„
„	„	„	36	11. 9. 25	10	„	„	46	„	„
„	„	„	37	13. 9. 25	5	„	nachm.	48	„	„
„	„	„	38	16. 9. 25	11	„	vorm.	51	„	„

[1]) Erforderte die Aufnahme des Prothalliums mehrere Stunden, so ist stets das Mittel aus der Anfangs- und Endzeit angegeben.

Die Zerlegung der Scheitelzelle wie die der Segmente bleibt dieselbe und hat ganz allgemeine Gültigkeit für die noch folgenden Arten.

Erwähnenswert ist noch der Entwicklungsgang eines Prothalliums, der in den Figuren 34—42 auf Tafel V wiedergegeben ist. Die normal angelegte Scheitelzelle wird im Verlauf ihrer Tätigkeit seitlich abgedrängt und bereits nach Bildung von 6 Segmenten durch eine Perikline aufgeteilt, um nach wenigen weiteren Teilungen ganz in Dauergewebe überzugehen. In dem Moment, wo die Scheitelzelle funktionslos wird, entsteht in dem von ihr abgeschnittenen fünften Segment in der Mitte des Prothalliums eine neue Scheitelzelle, die die Tätigkeit der ersten übernimmt. Gerhardt hat einen ähnlichen Fall bei Polypodium vulgare beobachtet, nur mit dem Unterschied, daß es nicht erst zur Bildung einer neuen Scheitelzelle kam, sondern die Weiterentwicklung sofort durch ein starkes Randzellenwachstum erfolgte. Vielleicht liegt in beiden Fällen eine Korrelationserscheinung vor, wie Gerhardt vermutet (näheres siehe dort).

Die älteren Prothallien sind im großen und ganzen flach ausgebreitet, ihre Ränder durch Auswachsen gewisser Randpartien stark zerklüftet und mit zahlreichen Haaren besetzt, die hier und da von Prothallienzellen getragen werden. Auch Ober- und Unterseite weisen starke Behaarung auf, namentlich im Bereich der Mittelrippe, von dort zu den Rändern hin abnehmend. Im ganzen ist sie auf der Unterseite etwas stärker. Die Haare selbst sind zierlicher als die von Aspidium spinulosum und Aspidium thelypteris. In einigen Fällen beobachtete ich Zweizelligkeit. Bezüglich des Chlorophyllgehalts gilt dasselbe wie für die anderen Arten.

Im Winter wuchs die Scheitelbucht fast aller Prothallien zu schmalen Zungen aus, die sich bei Wiederbeobachtung im März in Adventivprothallien verwandelten.

Was die Geschlechtsverhältnisse der Prothallien von Aspidium lonchitis angeht, so konnte ich in meinen Kulturen rein weibliche und zwittrige Exemplare feststellen. Die Antheridien waren auf den hinteren Teil der Fläche beschränkt, vereinzelt in eine Vorwölbung von Prothallienzellen eingesenkt und nur in geringer Zahl vorhanden. Im Höchstfall wurden 10 gezählt. Die Archegonien entwickelten sich sehr spärlich im Vergleich zu denen der anderen

Arten, obwohl die Kulturen günstigen Bedingungen ausgesetzt waren. Die Prothallien selbst zeigten teilweise recht üppiges Wachstum. Vielleicht ist die mangelhafte Entwicklung der Archegonien auf schlecht ausgereiftes Sporenmaterial zurückzuführen. Unter dem Scheitel angelegt wuchsen sie sehr langsam zur normalen Größe heran. An 90 Tage alten Prothallien waren nur 1—8 Archegonien vorhanden. Sie fanden sich häufig weit hinter dem Scheitel (vergl. auch den Längsschnitt in Fig. 48 auf Tafel V) nebeneinander dann aber auch auf der Mittelrippe gegen den Scheitel hin. Kümmerprothallien mit Antheridien wurden nicht beobachtet.

Entwicklung des Prothalliums von Aspidium angulare var. cristatum.

Die Sporen von Aspidium angulare v. cr. sind bohnenförmig und messen in der Länge 40 μ in der Breite 29 μ. Ihre braune Außenhaut ist mit mehr oder weniger zackigen Leisten und kleinen warzenförmigen Erhebungen besetzt (Tafel I, Fig. 40—44). Das Platzen der Spore erfolgt an einer an der Bauchseite befindlichen Leiste (Tafel I, Fig. 43). Aus der Öffnung tritt bei der Keimung ebenfalls zunächst das erste Wurzelhaar hervor und erweist sich im Laufe der Entwicklung entweder als eine seitliche oder wie auch bei Aspidium spinulosum und Aspidium thelypteris als eine endständige Ausstülpung der Sporenzelle (Tafel V, Fig. 89). Ganz auffallend ist die Länge, die die Wurzelhaare bei Aspidium angulare v. cr. im Vergleich zu denen der anderen Arten erreichen (Tafel V, Fig. 72, 89, 90). Die Zahl der Zellen, welche das Protonema zusammensetzen, schwankt im allgemeinen zwischen 3 und 4 Zellen. Bei schlechten Lichtverhältnissen und starker Verunreinigung durch Pilze nimmt sie zu; die Zellen sind dann lang gestreckt. Ihre Bildung geht nach dem früher beschriebenen Teilungsmodus vor sich. Verschiedentlich werden nachträglich Querwände eingeschoben. (Tafel V, Fig. 92—93. sie sind durch —.—.— kenntlich gemacht). Der junge Gametophyt schließt, soweit ich beobachten konnte, nie mit einer Haarpapille ab. Im allgemeinen kann man sonst im Falle früherer Haarbildung mit Keimstadien rechnen, deren Endzelle in Gestalt eines Haares zur Ausbildung kommt. Die Flächenbildung bleibt dann einer der Gliederzellen vorbehalten.

Die Vorgänge in der Endzelle des Fadens spielen sich in gleicher Weise ab, wie wir es schon wiederholt kennen gelernt haben. Soll die Fläche angelegt werden, so sind zwei Arten der Teilung festzustellen. Einmal kann die Endzelle durch eine schräge Wand a a zerlegt werden (Tafel I, Fig. 40, Tafel V, Fig. 75), und diejenige der Tochterzellen, die den stumpfen Winkel innehat, übernimmt die Scheitelzellfunktion, oder es kommt eine mediane Wand a a zur Entstehung (Tafel V, Fig. 94 (—98)). Welche der beiden Zellen dann die Scheitelzelle liefert, entscheidet sich erst später. Die Wand b_1 b_1 tritt in jedem Falle gleichzeitig mit der Wand b b auf, die Segment II abtrennt. — Die Schiefstellung der letzten Wand des Protonema zur Wachstumsrichtung finden wir in den Figuren 91—93 auf Tafel V wieder.

In den Figuren 72—88 auf Tafel V ist ein und dasselbe Prothallium von der Keimung bis zur Sexualreife dargestellt. Es entstammt einer Kultur vom 8. 6. 25. Die einzelnen Entwicklungsstadien wurden an folgenden Tagen mit dem Zeichenapparat aufgenommen:

Aussaat der Sporen am 8. 6. 25
Keimung der Sporen am 14. 6. 25

Tafel	V,	Fig.	72	21. 6. 25	4	Uhr	nachm.	13	Tage	alt
„	„	„	73	23. 6. 25	11	„	morgens	15	„	„
„	„	„	74	24. 6. 25	3^{50}	„	nachm.	16	„	„
„	„	„	75	25. 6. 25	4	„	„	17	„	„
„	„	„	76	26. 6. 25	5	„	„	18	„	„
„	„	„	77	29. 6 25	10^{35}	„	morgens	20	„	„
„	„	„	78	1. 7. 25	4^{15}	„	nachm.	23	„	„
„	„	„	79	4. 7. 25	4	„	„	26	„	„
„	„	„	80	6. 7. 25	9	„	morgens	28	„	„
„	„	„	81	7. 7. 25	12^{15}	„	mittags	29	„	„
„	„	„	82	8. 7. 25	4^{15}	„	nachm.	30	„	„
„	„	„	83	10. 7. 25	7^{30}	„	abends	32	„	„
„	„	„	84	13. 7. 25	8	„	morgens	35	„	„
„	„	„	85	14. 7. 25	11^{15}	„	mittags	36	„	„
„	„	„	86	15. 7. 25	3^{30}	„	nachm.	37	„	„
„	„	„	87	17. 7. 25	12	„	mittags	39	„	„
„	„	„	88	20. 7. 25	11	„	vorm.	42	„	„

Die Wachstumsweise reiht sich der von Aspidium spinulosum, — thelypteris, und — lonchitis durchaus an. Im übrigen ist es nicht schwer, sich im einzelnen an Hand der durchgeführten Analyse zurechtzufinden. Die Scheitelzelle schneidet 4 Segmente nach links und 5 nach rechts ab und wird dann durch eine Perikline in den bekannten Teilungsmodus der Segmente übergeführt. Segment VI und VII verlaufen parallel zueinander (Tafel V, Fig. 80, ein gleiches ist in Fig. 96 auf Tafel V im Segment II und III zu beobachten). Die das Segment VIII bildende Wand sollte eigentlich die vorher entstandene schneiden, verhält sich aber wie die beiden zuvor gebildeten Wände, indem sie wie diese auf die viertletzte Segmentwand auftrifft (Tafel V, Fig. 81 ff.). Abweichungen ähnlicher Art von der normalen Entwicklung sind sicher nicht selten.

Ältere Prothallien sind von ganz unregelmäßiger Gestalt, teilweise lang gestreckt. Dadurch, daß einzelne Zellen oder Zellgruppen sich lebhaft teilen, kommt zum Teil ein stark zerschlitzter Rand zustande, der wie die Fläche mit Haarpapillen besetzt ist. Die Haare im basalen Teil treten an Länge hinter den später erscheinenden zurück. Die Unterseite ist im ganzen reichlicher behaart, namentlich auf der Mittelrippe in der Umgebung der Scheitelbucht. Auf den Flügeln sind Haare nur vereinzelt zu finden. Auf der Oberseite konnte ich sie nur auf dem mehrschichtigen Teil beobachten. Die Haare selbst sind im Gegensatz zum schön grünen Prothalliumgewebe sehr chlorophyllarm.

Zu Beginn des Winters zeigten sich häufig Auswüchse, die aus der Scheitelbucht hervorsproßten oder in dem archegonialen Meristem ihren Ursprung nahmen. Sie waren mannigfaltig gestaltet. Vorzugsweise resultierten zungenförmige Zellkörper, die vereinzelt, wie die bei Aspidium spinulosum, zur Entwicklung eines Farnpflänzchens übergingen, vermutlich eines solchen apogamer Natur. Normale Embryonen wurden nicht beobachtet.

Im folgenden wären noch einige Worte über die Geschlechtsverhältnisse zu sagen. Die ersten Archegonien traten nach 5 Wochen auf. In erster Linie kamen in meinen Kulturen rein weibliche Prothallien zur Entwicklung. Zwitter wurden selten beobachtet, die Antheridien saßen am hinteren Ende der Fläche wie am Rand. Kümmerprothallien gehörten nicht zu den Seltenheiten; sie waren aber immer geschlechtslos.

Entwicklung des Prothalliums von Aspidium remotum Al. Br.

(Aspidium spinulosum × Aspidium filix mas).

Die Sporen von Aspidium remotum haben Bohnenform. (Länge 50 μ, Breite 42 μ). Sie gleichen denen von Aspidium spinulosum. Die braune Außenhaut besitzt leistenförmige Erhebungen und ist außerdem stark gekörnelt, nicht in sich glatt, wie bei Aspidium filix mas (Tafel I, Fig. 45—47). Der Scheitel der Sporen weist eine charakteristische Leiste auf (Tafel I, Fig. 46), die den Kanten der drei Schwesterporen entspricht. An dieser Stelle erfolgte nach 4 Tagen die Keimung, kenntlich in den weitaus meisten Fällen an dem Erscheinen eines anfangs papillenförmigen, bald sich streckenden Wurzelhaares, daß an der bald darauf sich vorwölbenden Sporenzelle als seitliche Sprossung festzustellen war. Hier und da kam das erste Rhizoid — vergl. Aspidium spinulosum — erst zur Anlage, nachdem die Sporenzelle schon deutlich sichtbar war. Durch Teilung der Sporenzelle oder der jeweiligen Endzelle entwickelt sich der junge Gametophyt in Gestalt einer Zellreihe, deren Gliederzahl im Durchschnitt zwischen 4 und 6 Zellen schwankt. Sechszellige Protonemata waren am häufigsten anzutreffen, bisweilen auch recht lange (als Folge ungünstiger Vegetationsbedingungen). Der Charakter des Fadenstadiums ist im Vergleich zu dem der bisher behandelten Arten am besten gewahrt. Die Gliederzellen nehmen nur in beschränktem Maße an der Flächenbildung teil, meist die beiden letzten oder gar nur die letzte. Die Teilungsweise geht aus den Figuren 102 ff. auf Tafel V und 13—18 auf Tafel VI hervor und ist im einzelnen schon früher beschrieben. Als Abschluß kommt es zur Ausbildung einer Haarpapille. Nicht selten können gegliederte Basalzellen beobachtet werden. Ebenso gehören nachträglich entstandene Querwände zu häufigen Erscheinungen. Auffallend ist die Größe der Zellen, die das doppelte der Zellen anderer Prothallien erreicht.

Zur Entstehung der Fläche können zwei Wege eingeschlagen werden. Einmal, und zwar in den weitaus häufigsten Fällen, ist es die Endzelle des jungen Vorkeims. Dann aber auch kommt vereinzelt eine der vorletzten Gliederzellen in Betracht, die den Ausgangspunkt für die Flächenbildung liefert. Beiden Entwicklungsmöglichkeiten sind wir schon bei Aspidium spinulosum und A. lonchitis

begegnet, sodaß ich im wesentlichen dahin verweisen kann. Sehr häufig konnte die letzte Wand des Fadens x x in schiefer Stellung zur Wachstumsrichtung gefunden werden. Zur Einleitung der Flächenbildung tritt in der Endzelle eine senkrecht oder etwas schräg zur letzten Wand x x verlaufende Wand a a auf. Eine der beiden Tochterzellen teilt sich in der für eine zweischneidige Scheitelzelle charakteristischen Weise. Ihre Tätigkeit läßt sich in den einzelnen Entwicklungsstadien, die wir in den Figuren 102—110 auf Tafel V und 1—5 auf Tafel VI finden, leicht verfolgen. Wir haben dort wieder ein und dasselbe Prothallium, dessen Wachstum bis zu ansehnlicher Größe untersucht wurde. Das Alter der einzelnen Stadien ist in folgenden Daten wiedergegeben:

Aussaat der Sporen am 2. 9. 25
Keimung der Sporen am 7. 9. 25

Tafel	V,	Fig.	99	14. 9. 25	3^{30}	Uhr	nachm.	12	Tage	alt
„	„	„	100	15. 9. 25	6^{30}	„	abends	13	„	„
„	„	„	101	16. 9. 25	5^{20}	„	„	14	„	„
„	„	„	102	18. 9. 25	10^{10}	„	morgens	16	„	„
„	„	„	103	19. 9. 25	5^{30}	„	abends	17	„	„
„	„	„	104	21. 9. 25	11	„	vorm.	19	„	„
„	„	„	105	22. 9. 25	12^{45}	„	mittags	20	„	„
„	„	„	106	23. 9. 25	4	„	nachm.	21	„	„
„	„	„	107	24. 9. 25	6	„	abends	22	„	„
„	„	„	108	26. 9. 25	12^{30}	„	mittags	24	„	„
„	„	„	109	28. 9. 25	12	„	„	26	„	„
„	„	„	110	30. 9. 25	4^{30}	„	nachm.	28	„	„
„	VI	„	1	5. 10. 25	10^{30}	„	vorm.	33	„	„
„	„	„	2	7. 10. 25	4^{15}	„	nachm.	35	„	„
„	„	„	3	9. 10. 25	4^{30}	„	„	37	„	„
„	„	„	4	12. 10. 25	10	„	morgens	40	„	„
„	„	„	5	15. 10. 25	7	„	abends	43	„	„

Augenfällig ist die unregelmäßige Wachstumsweise dieses Prothalliums. Anfangs ganz gleichmäßig, biegt es dann nach rechts ab, um später wieder die alte Richtung anzunehmen. Das Hin und Her des Wachstums ist leicht erklärlich. Der Lichteinfall war versehentlich durch Platzwechsel der Kultur ein anderer geworden, worauf ich erst durch das seitliche Abbiegen des Prothalliums aufmerksam wurde. Ich stellte die Schale auf ihren alten Platz, und alsbald nahm das Prothallium die ursprüngliche Wachstumsrichtung wieder auf. Im übrigen ist der Thallus als Folge der ver-

minderten Lichtintensität im Oktober lang gestreckt. Das Breitenwachstum tritt im Gegensatz zum Längenwachstum bedeutend zurück. Dementsprechend sind die Segmente sehr schmal, und eine Zurückbiegung ihrer Längswände ist gar nicht oder nur schwach zu beobachten. — Die Scheitelzelle geht sehr früh — bereits nach Abtrennung von 6 Segmenten — zum Randzellenwachstum über. Ihre Zerlegung, wie die der Segmente, folgt bekannten Teilungsgesetzen.

Auf den zweiten Typ der Scheitelzellenentstehung aus einer der vorletzten Gliederzellen näher einzugehen, erübrigt sich. Er ordnet sich dem bei Aspidium spinulosum beschriebenen durchaus unter. Erwähnen möchte ich noch die Figuren 15—18 auf Tafel VI, wo die Bildung der Scheitelzelle durch Auftreten einer zweiten Längswand in der Endzelle um einen Teilungsschritt hinausgeschoben wird.

Die „Apogamie" von Aspidium remotum wurde von Fischer 1909 festgestellt.

Die ersten Stadien der Keimung wie die Prothallienbildung zeigen, wie wir gesehen haben, durchaus keine Abweichung von den bekannten, für die Polypodiaceen geltenden Regeln. Außer einer Anzahl kleiner faden- oder bandförmiger Kümmerprothallien, die mit Antheridien besetzt sind, wuchs in meinen Kulturen die überwiegende Zahl in bekannter Weise zur Herzform heran. Ihr Rand ist mit Haarpapillen besetzt, die meist durch Prothalliumzellen besonders herausgehoben sind, sodaß der Rand ein zackiges Aussehen erhält. Die Haare auf den Flächen sind bei Aspidium remotum nicht so exakt verteilt wie bei den anderen Arten. Verschiedentlich ist an bestimmten Stellen der Mittelrippe oder Flügel eine Anhäufung von Haaren zu beobachten. Im allgemeinen ist die Unterseite stärker behaart, namentlich auf dem mehrschichtigen Mittelstück. Über die Haare gilt dasselbe, was wir schon oft kennen lernten.

Wenn die herzförmigen Prothallien die Größe erreicht haben, bei welcher an denen normaler Polypodiaceen die ersten Archegonien aufzutreten pflegen, beginnt bei Aspidium remotum die apogame Entwicklung des Embryo. Die Apogamie tritt an verschiedenen Stellen des Prothalliums (vergl. auch Fischer 1909) auf. Bei dem größten Teil der Prothallien ist es die Mittelrippe unter der Herz-

bucht, dort, wo das archegoniale Meristem sich bildet, welche auswächst und zur Keimpflanze wird. Ferner geht auch die Scheitelbucht nach Verlängerung apogam in eine Keimpflanze über. Wieder in anderen Fällen entstehen die Keimpflänzchen am Rand und auf den Flächen der einschichtigen Flügellappen des herzförmigen Thallus. Die Erscheinung der Apogamie ist bei anderen Arten schon häufig beschrieben. Im folgenden sei noch einmal kurz auf die Entstehung des apogamen Embryo aus der Mittelrippe eingegangen.

Die Entwicklung beginnt mit dem Hervortreten eines erst mehr oder weniger flachen, bald sich spitzenden Höckers. Dieser nimmt aus einigen wenigen Zellen, welche einer der letzten durch Randzellenwachstum entstandenen „Innenzellen" angehören, seinen Ursprung. Diese Gruppe von Zellen wölbt sich langsam nach außen vor und geht durch zahlreiche, in verschiedenen Richtungen verlaufende Teilungen — wie auf Längsschnitten zu sehen ist — in ein kleinzelliges Meristem über, dessen Zellen sich durch reichen Plasmagehalt auszeichnen. Mit zunehmendem Wachstum des Höckers nach außen bemerkt man, daß sich eine an seiner Spitze gelegene Zelle allmählich zu einer Scheitelzelle einer typischen Farnblattanlage herausdifferenziert, und unter den von dieser in gesetzmäßiger Weise erfolgenden Teilungen wächst nun die Spitze des Höckers zu dem ersten gestielten Blatt heran, welches im Bezug auf Gestaltung mit dem ersten Blatt normaler Embryonen übereinstimmt. — Das Prothalliumgewebe, welches den Höcker umgibt, folgt dem Wachstum derart, daß später ein allmählicher Übergang von der Oberfläche zum Höcker festzustellen ist. Eigenartig sind blasse Stellen im Prothalliumgewebe, die als Vorläufer der Sprossung auftreten und vorzugsweise dort sich finden, wo es in den meisten Fällen zur Höckerbildung kommt. Bei mikroskopischer Beobachtung erweisen sich diese Stellen als schmale langgestreckte Zellen mit kleinen Chloroplasten in geringer Zahl. Sobald sich der Höcker vorzuwölben beginnt, treten um ihn herum ein- bis mehrzellige Haare auf, die gleichen, die ich schon verschiedentlich erwähnte und die auf Tafel VII in Figur 21 abgebildet sind. Ihre kugeligen Enden sind gegen den Scheitel eingekrümmt. Ihre Basis verbreitert sich im Laufe der Entwicklung zu flachen Schuppen. Von diesen wird der Meristemhöcker teilweise vollständig überdeckt. Sie dienen offenbar als Schutz für das zarte Gewebe.

Die Orientierung des Blattes zur Prothalliumfläche ist verschieden. In den weitaus meisten Fällen ist die Blattoberseite dem Thallus zugewandt, die Spitze gegen diesen eingerollt. In der Achsel zwischen Blatt und Fläche erhebt sich schon sehr früh, wenn die Blattanlage noch ganz klein ist, ein Höcker, welcher sich im Verlauf der Entwicklung als ein mit Haaren und Schuppen überdeckter Stammscheitel erweist. So weit ich beobachten konnte, nimmt er aus der Blattbasis seinen Ursprung. Unter dem Stammscheitel sieht man die Anlage neuer Blätter entstehen.

Der Ort der Bildung der ersten Wurzel ist entweder in der Blattbasis selbst in einiger Entfernung von der Thallusfläche zu suchen, oder sie kann, wie ich häufig sehen konnte, im Prothallium selbst unterhalb der Blattinsertion auftreten und wächst dann, meist die entgegengesetzte Seite durchbrechend, auf dem Agar-Agar hin. Der Entstehungszeitpunkt dieser ersten Wurzel ist individuell sehr verschieden. Häufig konnte ich feststellen, daß nach sehr vorgeschrittener Entwicklung des ersten Blattes von einer Wurzel nichts zu entdecken ist. Dann aber wiederum ist sie schon vorhanden, wenn die Blattanlage noch recht klein ist, wenn das Blatt gerade sich zu entfalten beginnt. Schließlich tritt verschiedentlich noch eine seltsame Erscheinung auf, die auch Fischer 1909 schon erwähnt. Aus dem hinteren Teil der Mittelrippe sproßt eine lange Wurzel (teilweise 1 cm lang) hervor, ohne daß der vordere Teil der Mittelrippe mehr als den oben beschriebenen stumpfen Höcker gezeigt hätte, der erst zur Farnpflanze werden wollte. In dem von mir durch Photographie (5) festgehaltenen Fall ist sogar nur die Wurzel entwickelt, und nicht das geringste Anzeichen einer Vorwölbung zu sehen.

Wohl 75 % aller Sporen liefern Prothallien, die an den verschiedensten, eben genannten Stellen zu Embryonen auswachsen. Für einen Teil der übrigen wäre noch zu erwähnen, daß sie wohl einen Ansatz zur Höckerbildung machen, aber über diesen nicht hinauskommen. Man kann sie mit de Bary als fehlschlagende, abortierende Prothallien bezeichnen. Häufig geht der Versuch der Sprossung von der Mitte des Buchtrandes aus. Die dort befindlichen Randzellen wachsen zu einem mehrschichtigen Gebilde aus, welches zwischen beiden Flügeln als schmaler konischer oder zungenförmiger, stumpfer oder spitzer Mittellappen steht und sehr verschiedene Form und Größe erreichen kann. Er, wie der vordere Teil der Mittelrippe fallen schon

dem bloßen Auge durch ihre blasse Färbung auf, die auf eine große Chlorophyllarmut der langgestreckten Zellen zurückzuführen ist.

Daß Antheridien vorkommen, erwähnte ich. Sie sind nicht nur auf die fadenförmigen Kümmerprothallien beschränkt. Auch unter den sprossenden wie nicht sprossenden Gametophyten finden sich häufig einige, die an ihrem schmalen hinteren Ende am Rand und auf der Fläche Antheridien tragen. Archegonien wurden nicht beobachtet. Die Prothallien waren männlich oder geschlechtslos. Fischer schreibt: „Archegonien fehlten so gut wie vollständig. Nur an einem unter 40—50 Vorkeimen fand ich solche, etwa 25 an der Zahl, angelegt, aber abortiert; sie waren sämtlich ungeöffnet, und die mittleren Zellen, insbesondere die Eizelle, unvollkommen ausgebildet". — Die Prothallien stellen mit Beginn der Sprossung ihr Wachstum ein, sehr bald in der bis dahin meristematischen Scheitelbucht, während die einschichtigen Flügel an Umfang, namentlich an Länge noch zunehmen. Die zwischen der Sproßinsertion und dem Scheitel gelegenen Zellen strecken sich oft stark in Richtung der Längsachse, sodaß der Abstand zwischen Sproß- und Buchtrand sich vergrößert. Gleichzeitig findet ein vermehrtes Wachstum in die Breite statt. Die oft sich anfangs deckenden Flügel rücken weit auseinander. —

An den abortierten, aber auch an den sprossenden Prothallien beginnt früher oder später die Bildung von Adventivprothallien, welche sich wie ihre Mutterprothallien verhalten können. Ihrer Entstehung nach gleichen sie durchaus den adventiven Verzweigungen, die an regulärem Gametophyten vorkommen und schon mehrfach in dieser Arbeit beschrieben sind. Die adventive Sprossung kann sich verschiedentlich wiederholen. An vielen dieser Adventivprothallien tritt Blatt- und Sproßbildung in eben beschriebener Weise auf.

Entwicklung des Prothalliums von Athyrium alpestre Rylands.

Die Sporen sind bilateral, gelbbraun und mit dunkelbraunen, unregelmäßigen, aber meist glatten Leisten geziert (Tafel I, Fig. 58—61). Ihre Durchschnittsbreite beträgt 31 µ, ihre Durchschnittslänge 42 µ. Sie wurden im Mai 1925 ausgesät und keimten fast alle gleichzeitig nach 9 Tagen. Aus der am Scheitel erfolgten Längsöffnung schiebt sich zunächst das erste Wurzelhaar hervor (Tafel

I, Fig. 60), das der alsbald sichtbar werdenden Sporenzelle lateral ansitzt (Tafel I, Fig. 61). Ein fadenförmiges Stadium wird so gut wie gar nicht ausgebildet. Die Spore teilt sich meist nur einmal, und in der vorderen Zelle wird in bekannter Weise durch eine schräge Wand a a die Flächenbildung eingeleitet (Tafel VI, Fig. 27). Ein Prothallium der Aussaat wurde wieder bis zur Sexualreife in seiner Entwicklung klar gelegt. Seine Wachstumsweise, die sich der der bisher untersuchten Gametophyten unterordnet, ergibt sich aus den Figuren 26—44 auf Tafel VI. Das Alter der gezeichneten Prothallien ist aus folgenden Daten ersichtlich:

Aussaat der Sporen am 22. 5. 25
Keimung der Sporen am 1. 6. 25

Tafel VI,	Fig.	26	3. 6. 25	10	Uhr	vorm.	12	Tage	alt
„	„	27	5. 6. 25	4	„	nachm.	14	„	„
„	„	28	6. 6. 25	12	„	mittags	15	„	„
„	„	29	8. 6. 25	4	„	nachm.	17	„	„
„	„	30	9. 6. 25	9	„	morgens	18	„	„
„	„	31	10. 6. 25	8^{40}	„	„	19	„	„
„	„	32	11. 6. 25	8^{40}	„	„	20	„	„
„	„	33	12. 6. 25	8^{15}	„	„	21	„	„
„	„	34	13. 6. 25	8^{30}	„	„	22	„	„
„	„	35	14. 6. 25	11	„	vorm.	23	„	„
„	„	36	15. 6. 25	8^{25}	„	morgens	24	„	„
„	„	37	17. 6. 25	11^{15}	„	vorm.	26	„	„
„	„	38	18. 6. 25	5^{45}	„	abends	27	„	„
„	„	39	22. 6. 25	8^{45}	„	morgens	31	„	„
„	„	40	23. 6. 25	11^{45}	„	vorm.	32	„	„
„	„	41	25. 6. 25	9	„	morgens	34	„	„
„	„	42	27. 6. 25	8^{30}	„	„	36	„	„
„	„	43	29. 6. 25	11	„	vorm.	38	„	„
„	„	44	1. 7. 25	6	„	abends	40	„	„

In dem 4. Entwicklungsstadium (Tafel VI, Fig. 29) tritt eine kleine Abweichung in der Segmentierung ein dadurch, daß die 4. Segmentwand d d nicht in der durch c c gebildeten rechten Tochterzelle, was dem normalen Teilungsmodus entspricht, sondern in der linken zur Ausbildung kommt. Die Tätigkeit der Scheitelzelle liefert 9 Segmente, von denen Segment IV und V die bekannte Erscheinung der Parallelität zeigen. Bald nach der Aufteilung der Scheitelzelle vollzieht sich die Bildung einer mehrschich-

tigen Mittelrippe, die in dem dargestellten Längsschnitt (Tafel VI, Fig. 25) schon auf 4 Zellschichten gestiegen ist. Nach 4 Wochen kommt es zur Anlage des ersten Archegons (Tafel VI, Fig. 44).

Was die Geschlechtsverhältnisse im allgemeinen angeht, so wurden folgende Typen von Prothallien gefunden:

1) große rein weibliche Prothallien, herzförmig, zum Teil mit weit ausliegenden Flügeln,

2) wohl entwickelte Prothallien von typischer Herzform mit beiderlei Sexualorganen. Die Antheridien sitzen am hinteren Ende am Rand und häufig auf beiden Seiten der Fläche. Ebenso gehörte die Archegonbildung auf Ober- wie Unterseite zu nicht seltenen Erscheinungen;

3) kleine rein männliche Vorkeime, die ein wohlausgebildetes Meristem besitzen und zum Teil Herzform aufweisen. In ihrem hinteren Teil am Rand wie auf der Fläche kommen Antheridien zur Entwicklung;

4) Schließlich wären noch kleine Kümmerprothallien ohne Meristem zu erwähnen, die über und über mit Antheridien besetzt sind. Sie haben faden- oder bandförmigen Habitus und können namentlich in dichten Kulturen beobachtet werden, wo sie Mangel an Licht und Nährstoffen leiden, dann auch dort, wo Pilze ihnen eine normale Entwicklung unmöglich machen.

In meinen ersten Kulturen fanden sich fast durchweg Prothallien rein weiblicher Natur. Umso verwunderlicher war es, als in Kulturen einer zweiten Aussaat (14. 7. 25) fast alle Sporen die unter 3 und 4 genannten Formen lieferten. Der Gedanke an eine Hinneigung zur Dioecie liegt zunächst nahe, und auch in der Literatur finden sich verschiedentlich Angaben, die von einer mehr oder weniger ausgeprägten Dioecie sprechen. Aber im Verlauf der Weiterentwicklung erweist sich diese Annahme als irrig. Alle Antheridien tragenden Prothallien, die ein terminales Meristem besitzen, wachsen zu wohl ausgebildeter Herzform heran und entwickeln unter ihrer Scheitelbucht zahlreiche Archegonien. Selbst die ameristischen Kümmerprothallien können vereinzelt dem gleichen Entwicklungsgang folgen, indem einige apikal gelegene Randzellen wieder meristematischen Charakter bekommen. Im übrigen möchte ich, da sonst die Ameristie als Folge mangelhafter Ernährung oder Beleuchtung zu finden ist, die Ansicht von

Prantl teilen, und die Entstehung ameristischer Prothallien unter günstigen äußeren Bedingungen als Folge einer Anomalie in der Ausbildung der Sporen ansehen.

Mit zunehmendem Alter der Prothallien geht die Herzform allmählich verloren. Die Gestalt wird unregelmäßig, der Rand durch stärkeres Wachstum gewisser Partien zerklüftet und — wie auch zum Teil die Prothallien selbst — wellig gebogen. Verschiedentlich läßt sich auch eine tütenförmige Einrollung des Thallus beobachten. In der Nähe der Scheitelbucht finden sich vereinzelt die schon oft erwähnten blassen mehrzelligen Haare, die häufig durch einen Stiel grüner Prothalliumzellen besonders lang erscheinen.

Bei älteren Prothallien tritt ein allgemeines Auswachsen der Scheitelbucht ein, das hier und da auch auf der Fläche seinen Ursprung nimmt. (Phot. 8 u. 9). Die Auswüchse erreichen sehr verschiedene Form und Größe. Vorzugsweise waren sie zungenförmig, in der Mitte stark mehrschichtig mit gegeneinander eingekrümmten Rändern und schneckenförmig eingerollt, dann auch zylindrisch und verjüngten sich zur Spitze oder blieben stumpf und unregelmäßig. An den so gestalteten Zellkörpern kamen zahlreiche Archegonien zur Entwicklung, die aber teilweise anormales Aussehen hatten. Ebenso fanden sich in Menge die mehrzelligen blassen Haare. Vereinzelt konnte später eine Verbreiterung der Spitze und Ausbildung einer Zellfläche beobachtet werden. Neben diesen Auswüchsen waren meist zahlreiche Adventiv-Prothallien zu beobachten und zwar in allen Formen, die oben genannt wurden: kleine ameristische Lappen, die nur Antheridien trugen, dann Zwitterprothallien, auch solche, die anfangs nur männlich waren und erst später in Zwitter sich umwandelten, und schließlich Adventivprothallien rein weiblicher Natur.

Normale Embryonen kamen häufig zur Entwicklung.

Entwicklung des Prothalliums von Asplenum trichomanes L.

Die 35 μ breiten und 49 μ langen, braunen Sporen sind mit dunkelbraunen, welligen Leisten besetzt, die glatt oder auch unregelmäßig zackig sein können; daneben sind nicht selten kleine warzenförmige Erhebungen wahrzunehmen (Tafel I, Fig. 49—53). In Figur 51 ist der Moment des Platzens der Spore festgehalten. Aus dem Riß dringt mit

fortschreitender Entwicklung das erste Wurzelhaar hervor und ist an dem in Figur 53 auf Tafel I bereits zu zwei Zellen herangewachsenen Protonema als eine seitliche Ausstülpung zu erkennen. Die Sporenzelle weist anfangs einen reichen Ölgehalt auf, der während des Aufbaues des Fadens allmählich verbraucht wird. Die Protonemata wurden in meinen Kulturen unter günstigen Bedingungen zwei bis vier Zellen stark (Tafel VII, Fig. 2, 16, 23), wenn längere zur Entwicklung kamen, so war die Ursache immer in schlechter Beleuchtung oder starker Verunreinigung durch Bakterien und Pilze zu finden (Tafel VII, Fig. 28). Die Aufteilung der Fadenzellen vollzieht sich in bekannter Weise. Mindestens die letzte Gliederzelle nimmt an der Flächenbildung teil. In Figur 16 auf Tafel VII ist es die Basalzelle, da sonst keine Gliederzelle mehr zur Entstehung kommt. Geteilte Basalzellen wurden anderweitig nicht beobachtet.

Bezüglich der Scheitelbildung kann ich auf die Figuren 3, 16 und 23 auf Tafel VII verweisen, wo die schon bekannten, zur Flächenbildung führenden Teilungen im einzelnen zu verfolgen sind. In Figur 17 auf Tafel VII ist eine kleine Abweichung zu konstatieren. Die Wand b_1 b_1, die der Wand b b in der Schwesterzelle entspricht, wird nicht, wie bisher, parallel sondern annähernd senkrecht zur letzten Protonema-Querwand x x gebildet, sodaß zwei nebeneinander liegende Zellen entstehen. Dadurch wird eine andere Teilungsweise des betreffenden Segments bedingt, als wir sie bei den bisher behandelten Arten kennen lernten. In Figur 28 auf Tafel VII ist die letzte Wand des Protonema schief zur Wachstumsrichtung ausgespannt.

In den Figuren 1—15 auf Tafel VII können wir wieder alle Einzelheiten in der Entwicklung eines Prothalliums von der Spore bis zur Archegonbildung verfolgen. Das Prothallium entstammt einer Aussaat vom 20. 5. 25, die Keimung erfolgte am 30. 5. 25. Das Alter der verschiedenen Stadien ist aus folgenden Daten zu ersehen:

Tafel VII, Fig.	1	7. 6. 25	4^{45}	Uhr	nachm.	18	Tage	alt
„ „ „	2	9. 6. 25	11^{15}	„	vorm.	20	„	„
„ „ „	3	10. 6. 25	9	„	morgens	21	„	„
„ „ „	4	11. 6. 25	10	„	morgens	22	„	„
„ „ „	5	12. 6. 25	10^{30}	„	vorm.	23	„	„
„ „ „	6	13. 6. 25	4^{15}	„	nachm.	24	„	„
„ „ „	7	15. 6. 25	9^{10}	„	morgens	26	„	„

Tafel VII, Fig.			8	16. 6. 25	11^{30}	Uhr	mittags	27	Tage	alt
„	„	„	9	17. 6. 25	4^{50}	„	nachm.	28	„	„
„	„	„	10	20. 6. 25	9^{25}	„	morgens	31	„	„
„	„	„	11	23. 6. 25	10^{15}	„	„	34	„	„
„	„	„	12	27. 6. 25	4^{15}	„	nachm.	38	„	„
„	„	„	13	30. 6. 25	9	„	morgens	41	„	„
„	„	„	14	3. 7. 25	10	„	„	44	„	„
„	„	„	15	10. 7. 25	10^{30}	„	„	51	„	„

Nach Ausbildung eines dreizelligen Fadenstadiums wird mit dem Auftreten der Längswand a a in der Endzelle die Scheitelzelle herausgeschnitten und das Breitenwachstum eingeleitet, das mit fortschreitender Tätigkeit der Scheitelzelle stärker wird und schließlich das Längenwachstum bedeutend übertrifft. Selbst das erste Segment nimmt regen Anteil an der Flächenbildung, ein Fall, der uns hier zum ersten Mal begegnet; bei den bisher untersuchten Formen gingen die ersten Segmente nach einigen wenigen Teilungen ihrer Zellen in Dauergewebe über. Auch die Aufteilung ist eine andere. Sie folgt hier dem bekannten Teilungsgesetz, daß perikline und antikline Wände miteinander abwechseln, während bei den anderen Arten in Segmenten gleichen Alters nur quer verlaufende Wände entstanden und von hinten nach vorne aufeinander folgten, wie es das Segment II noch beibehalten hat. Durch die Beteiligung der ersten Segmente an der Flächenvergrößerung kommt eine ausgeprägte Flügelbildung zustande (Tafel VII, Fig. 15). Über das Wachstum im einzelnen ist nichts zu sagen. Es kommen 6 Segmente links und 5 rechts zur Entwicklung, II und III verlaufen parallel, eine Erscheinung, die sicher alle Gametophyten der Polypodiaceen hier und da aufweisen. Ältere Prothallien rollen ihre Flügel ein und nehmen tütenförmige Gestalt an, die für Asplenum trichomanes als charakteristisch zu werten ist. Der etwas wellige Rand ist teilweise schwach zerklüftet und weist in der Nähe der Herzbucht vereinzelt ein- bis mehrzellige blasse Haare auf (Tafel VII, Fig. 21 und 22), die sonst für den Sporophyten charakteristisch sind. Alte Prothallien entwickelten an verschiedenen Stellen des Randes ähnlich wie Athyrium alpestre Adventivprothallien. Apogamie wurde nicht beobachtet.

Zum Schluß noch einige Worte über die Geschlechtsverhältnisse. Folgende Typen wurden gefunden:

1) Rein weibliche Prothallien mit starker Flügelausbildung und tütenförmiger Einrollung.

2) Zwitter. Antheridien sitzen am hinteren Ende am Rand und auf der Fläche; sonst wie unter 1.

3) Rein männliche Vorkeime mit Meristem. Antheridien kamen auf beiden Seiten des basalen Teils wie am Rand zur Anlage.

4) Kümmerprothallien ohne Meristem als Folge ungünstiger äußerer Bedingungen. Fast alle Zellen, selbst die Basalzelle trugen Antheridien.

Der dritte Typus kann in den zweiten übergehen, was durch Verbesserung der Nährboden- und Lichtverhältnisse leicht erreicht werden kann.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Marburg angefertigt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Clausen, sage ich ehrerbietigen Dank für die unermüdliche Teilnahme, die er allzeit meiner Weiterbildung entgegengebracht hat. —

Herrn Dr. H. Potthoff darf ich für die freundliche Unterstützung bei Herstellung der Mikrophotographien danken.

Lebenslauf.

Ich, Hubert Waldmann, wurde am 18. Februar 1900 als Sohn des verstorbenen Apothekers Karl Waldmann und seiner Ehefrau Frieda, geb. Gerdau, in Wustrow i. H. geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin protestantischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1910 bis Juni 1918 besuchte ich das humanistische Gymnasium in Salzwedel (Altm.). Nach bestandener Notreifeprüfung trat ich ins Heer ein. Januar 1919 entlassen, schlug ich Ostern 1919 die Apotheker-Laufbahn ein. Nach Beendigung der drei praktischen Jahre studierte ich von Ostern 1922 bis Ostern 1924 Pharmazie an der Universität Marburg.

Nach bestandener Staatsprüfung, am 26. April 1924, setzte ich vom Sommersemester 1924 bis zum Sommersemester 1926 einschließlich meine Studien an der Universität Marburg fort und fertigte in dieser Zeit, vom 5. bis einschließlich 9. Semester, vorliegende Dissertation im Botanischen Institut der Universität Marburg an.

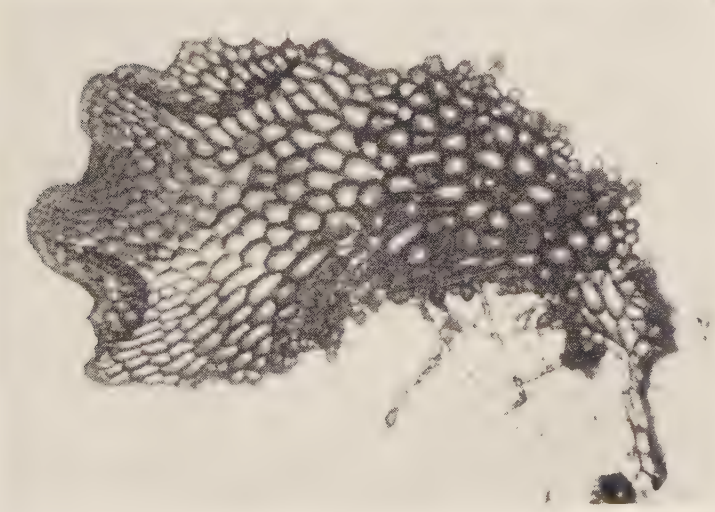
Das Rigorosum bestand ich am 28. Juli 1926.

Abbildungen.

Phot. 1
Ein Blick auf die Scheitelkante eines 6 Wochen alten Prothalliums von Asp. thelypteris.

Phot. 2
vergl. Fig. 14, Tafel IV.

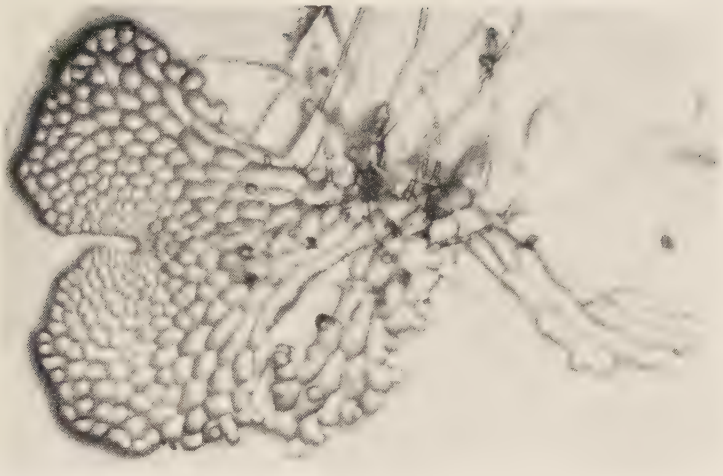
Phot. 3
Acht Wochen altes Prothallium von Asp. thelypteris.



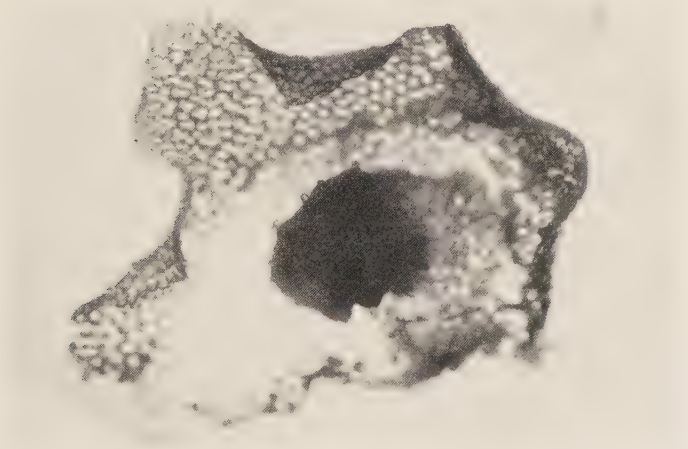
Phot. 4

Phot. 5
12 Wochen altes Proth. von Asp. remotum-Wurzel 1 cm lang.

Phot. 6
Apogamer Embryo, von Aspid. remotum.

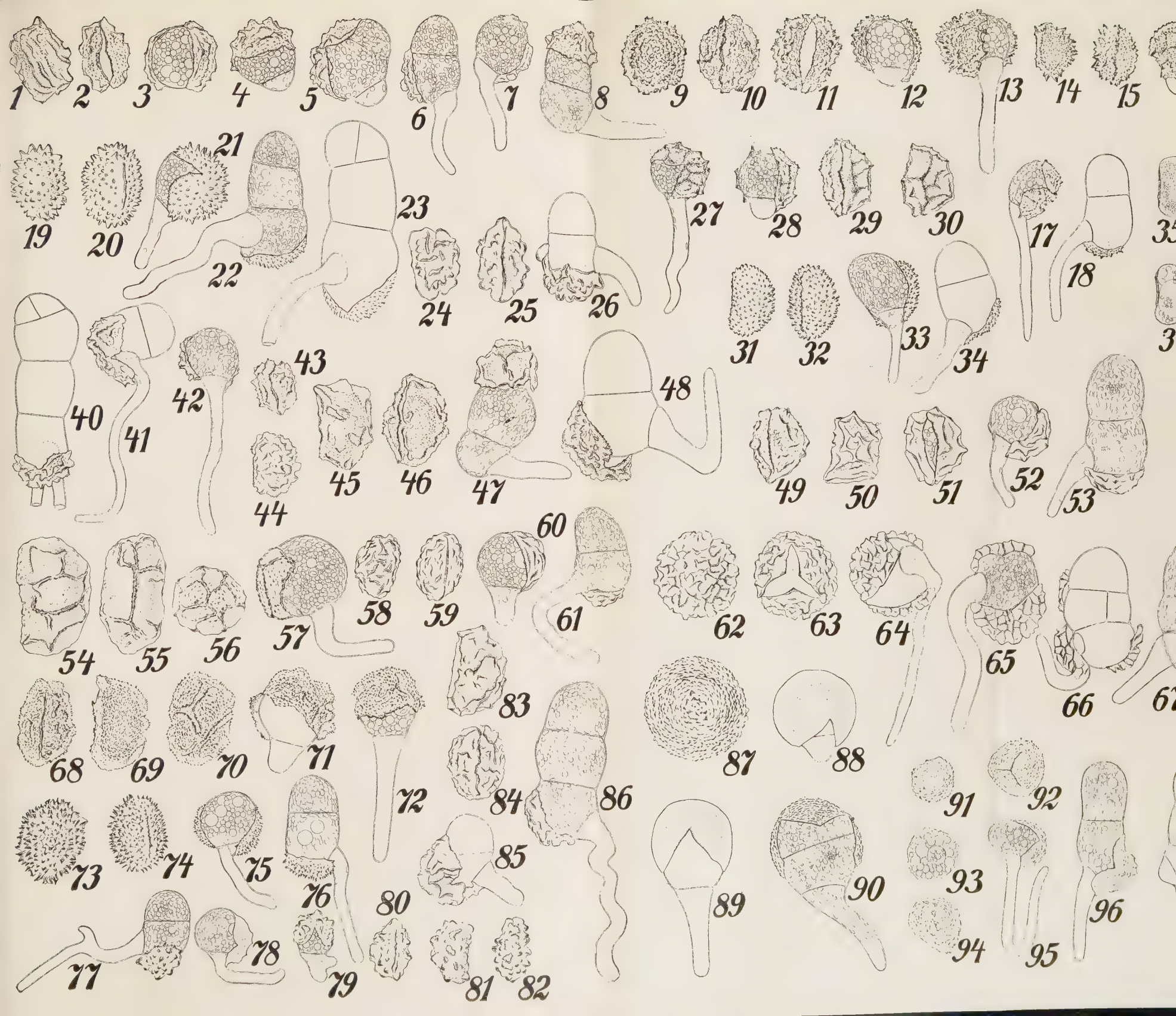


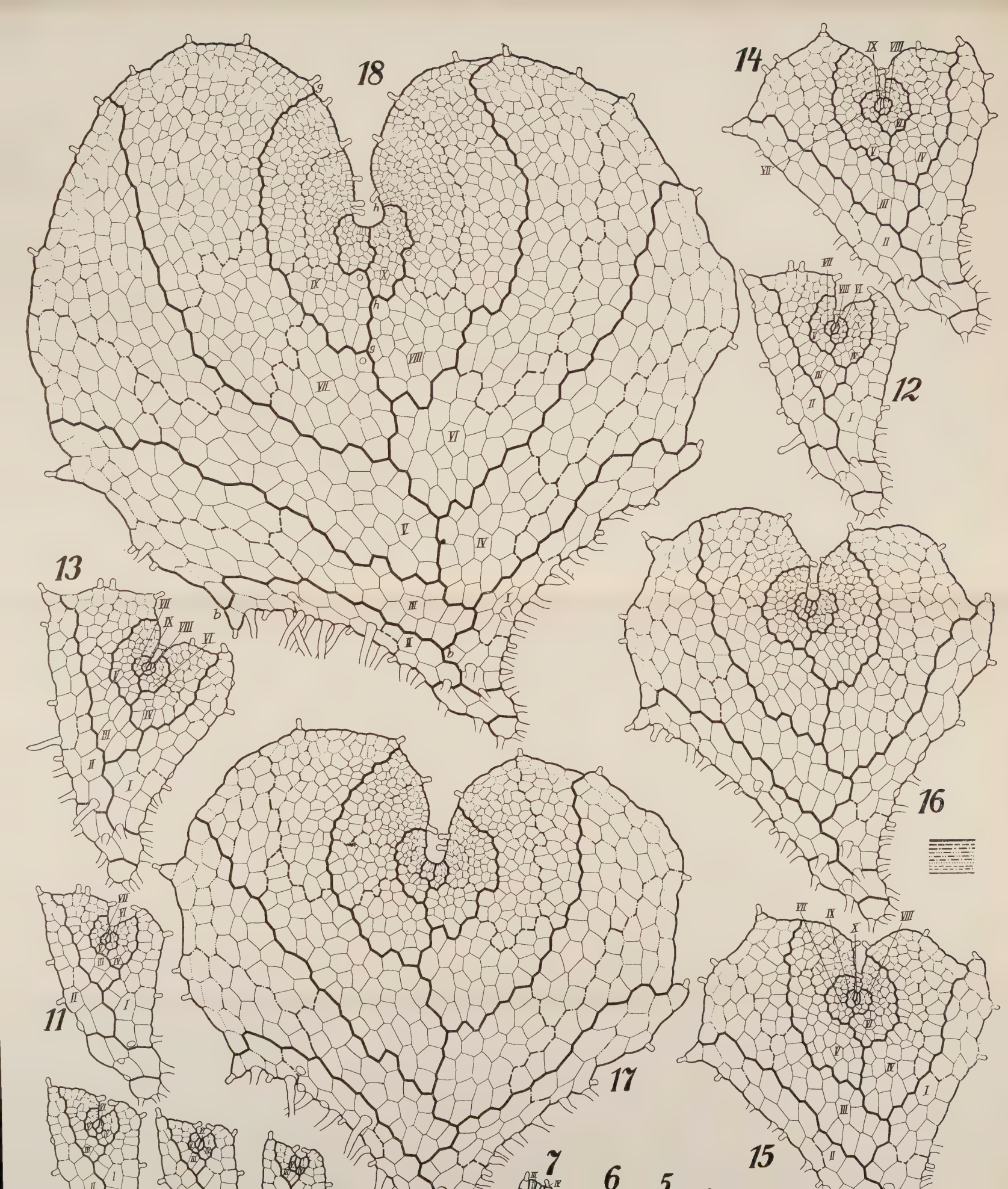
Phot. 7
6—7 Wochen altes Prothallium von Athyrium alpestre, das nur Antheridien trägt und Archegonien erst später bildet.



Phot. 8
Ein und derselbe Auswuchs eines Proth. von Athyr. alpestre in zwei Entwicklungstadien, in Phot. 8 ist der Auswuchs zylindrisch, in Phot. 9 hat eine flächenförmige Verbreiterung stattgefunden.

Phot. 9

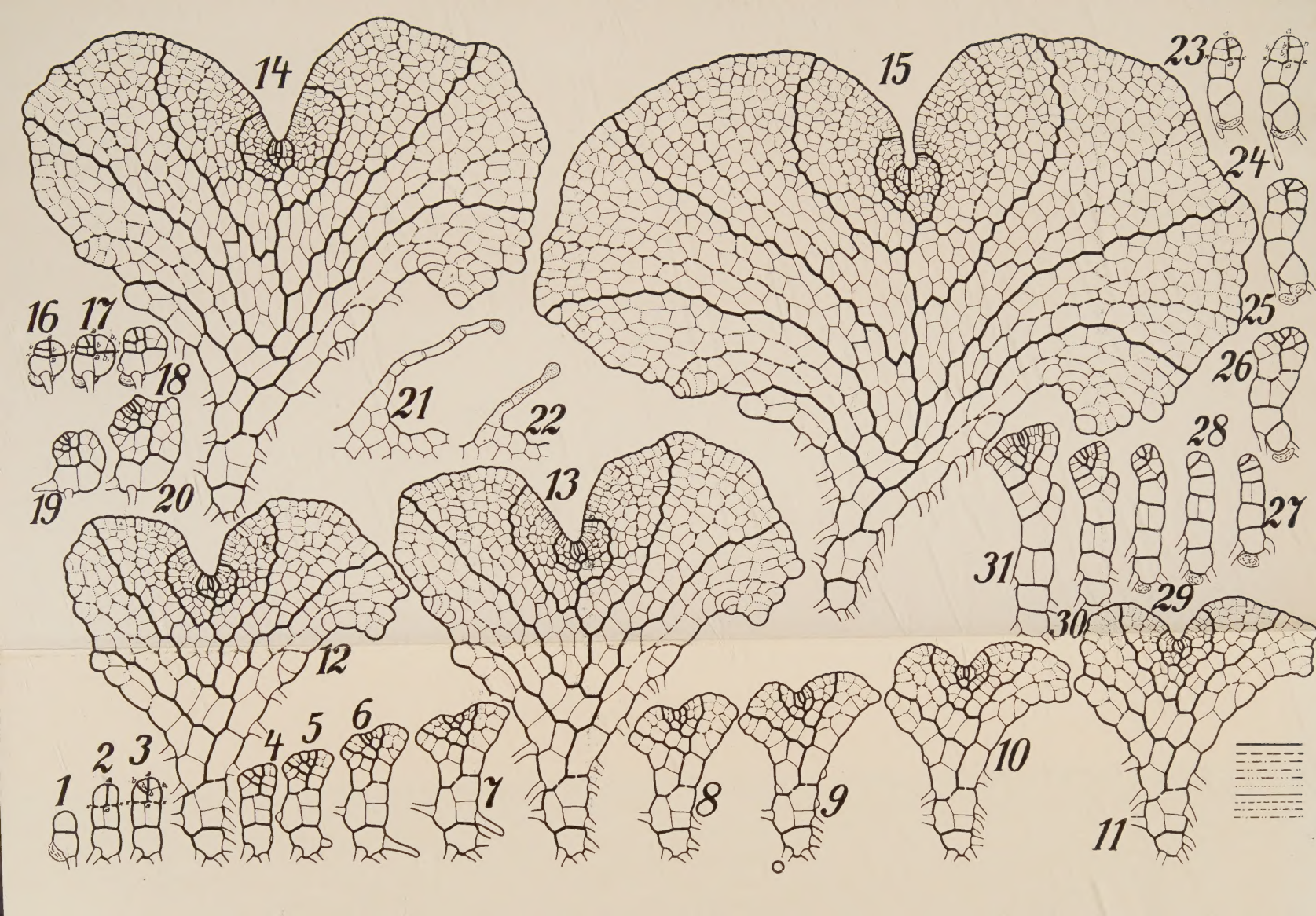

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
17
18
31
32
33
34
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96

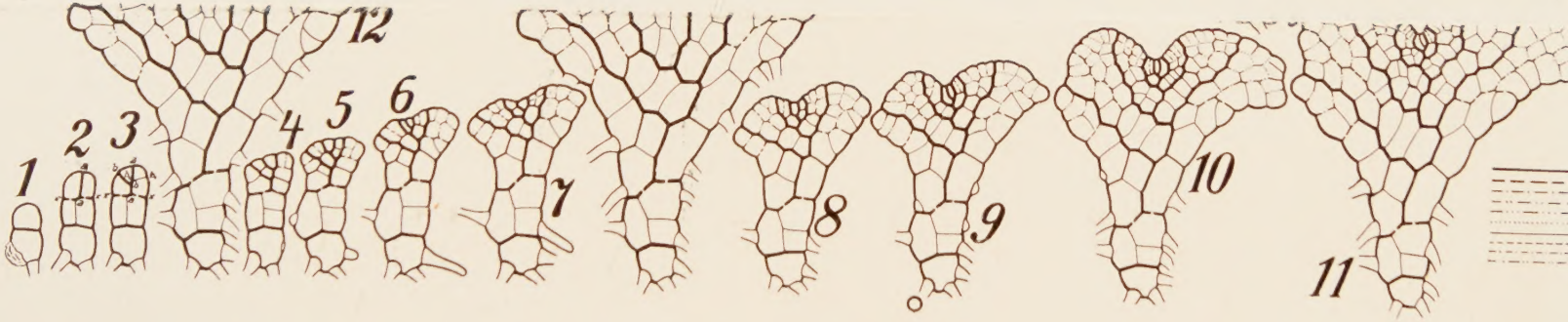

18
14
12
13
16
11
17
15
7
6
5

58
54
56a
56b
55
57
53
48
49
50
52
51
44
45
46
47
39
40
41
42
43
11
22
21
23
25
24
26
27
28
29
34
35
36
37
38
30
31
32
33
17
18
19
20
13
12
7
10
16
15
14
9

14
13
16
17
15
18
12
8
1
2
3
9
6
5
4
7
11
10
35
38
37
31
33
32
34
36
30
28
27

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
19
20
21
25
26
27
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
42
43
44


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12